Verhaltens-Studie der visuellen Detektion und Fixierung bewegter Objekte durch die Fliege MUSCA DOMESTICA

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
Renata Virsik
aus Bratislava/CSSR

1974

74 473

Verhaltens-Studie der visuellen Detektion und Fixierung bewegter Objekte durch die Fliege MUSCA DOMESTICA

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Renata Virsik

aus Bratislava/CSSR

1974

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 31. Oktober 1974

Dekan ..... Professor Dr. F.-W. Bentrup

1. Berichterstatter ... Professor Dr. W. Reichardt

2. Berichterstatter ... Professor Dr. D. Varjú

FOTODRUCK PRÄZIS Barbara v. Spangenberg KG · Tübingen

INHALTSVERZEICHNIS

1.0.0 Einleitung 1

1.1.0 Problemstellung 4

2.0.0 Experimentelle Konzeption, Methoden und Material 6

2.1.0 Apparative Grundausrüstung 7

2.1.1 Beleuchtungseinrichtung 9

2.2.0 Kalibration der Apparatur 10

2.2.1 Drehmomenten-Kompensator 10

2.2.2 Servomotoren 11

2.2.3 Gesamtapparatur..... 13

2.2.4 Spezielle Versuchsanordnungen 14

2.2.5 Spezielle Methoden der Messergebnis-Auswertung 16

3.0.0 Flugorientierung gegenüber einem ruhenden Objekt hohen Kontrastes vor kontrastlosem Hintergrund 17

3.1.0 Minimalabschätzung der statistisch unabhängigen Daten im Drehmomenten-Signal und im Positions-Signal 22

3.2.0 Komponenten der Asymmetrie-Eigenschaft des induzierten Flugdrehmoments 24

3.3.0 Flugorientierung gegenüber einem bewegten Objekt hohen Kontrastes vor kontrastlosem Hintergrund (Objekt Tracking) 28

3.4.0 Flugorientierung gegeüber einem bewegten Konstrastmuster (Muster-Tracking) 31

3.5.0 Detektion bewegter Objekte vor einem Kontrastmuster 35

3.6.0 Flugorientierung gegenüber einem bewegten Objekt hohen Kontrastes vor Kontrastiertem Hintergrund (Objekt-Tracking vor einem Hintergrund) 47

3.7.0 Flugorientierung gegenüber einem instationär (beschleunigt) bewegten Objekt 53

4.0.0 Diskussion 61

5.0.0 Zusammenfassung 73

6.0.0 Literatur 76

1.0 Einleitung

Die quantitative Messung des Verhaltens unter kontrollierten Reizbedingungen ist eine der Methoden, die bei der funktionellen Analyse des peripheren und zentralen Nervensystems angewendet werden. In vielen Fällen ist es möglich, aus Reizeingangs- und Reaktionsausgangs-Beziehungen die funktionellen Zusammenhänge zu ermitteln, die den gemessenen nervösen Leistungen zugrunde liegen, und zwar unabhängig von der Zahl der nervösen Komponenten, ihrer physikalischer Parameter und der strukturellen Komplexität des beteiligten Systems.

Der bemerkenswerte Vorteil dieser Methode ist von einem unvermeidlichen Nachteil begleitet: Die Lokalisierung und die Aufklärung der Realisierung, der auf diesem Wege gewonnenen funktionellen Organisation, muss elektrophysiologischen und histologischen Untersuchungen überlassen bleiben. Damit ist die Verhaltensanalyse hinsichtlich ihrer Anwendbarkeit in gewisser Weise der Thermodynamik vergleichbar. Diese beschreibt phänomenologisch die Gesetzmässigkeiten eines Makrosystems und schränkt damit die Bedingungen der dieses Makrosystem verwirklichenden Mikrosysteme ein. Elementar-Funktionen und Elementar-Strukturen nervöser Teilsysteme, die nur im elektrophysiologisch-histologischen Zugriff ermittelt werden können, müssen so zusammenwirken, dass sie die funktionellen Eigenschaften des Gesamtsystems ergeben.

Eine vorläufige Veröffentlichung eines Teils der in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnisse - in Form einer kurzen Original-Mitteilung - wurde zur Sicherung der Priorität von Virsik und Reichardt (1974) vorgenommen.

Seit längerer Zeit wird in verschiedenen Laboratorien Struktur- und Funktions-Aufklärung am visuellen System der Insekten betrieben. Diese Untersuchungen basieren zu einem wesentlichen Teil auf der Vorstellung, dass das Insektengehirn ein geeignetes Modellsystem ist, dessen Analyse zu prinzipiellen Erkenntnissen auf dem Gebiet der zentralnervösen Organisation führen kann.

Das Nervensystem der Insekten besteht aus ca. 10^6 Neuronen (Kirschfeld, 1973), die teilweise in sich identisch wiederholenden Untereinheiten gruppenweise angeordnet sind, was die Analyse von Struktur und Funktion wesentlich erleichtert. Das dioptrische System und die Struktur der Retina sind an Dipteren (Drosophila, Musca) in ihren wesentlichen Details aufgeklärt, sodass präzise Aussagen über die Abbildung der optischen Umwelt auf die Retina möglich sind (Braitenberg und Kirschfeld, 1968; Kirschfeld und Franceschini, 1968, 1969). Auch die Projektion der Retina auf das erste optische Ganglion, die durch die Axone von Sinneszellen der Retina vermittelt wird, konnte im Dipterenauge durch Strukturanalyse aufgeklärt werden (Braitenberg, 1967; Strausfeld, 1970; Kirschfeld, 1971, 1973). Dagegen sind Struktur und Funktion der ersten Neuronenschicht, dem ersten optischen Ganglion (Lamina), noch nicht vollständig entschlüsselt und weit weniger die zweite Neuronenschicht, das zweite optische Ganglion (Medulla), das seine Eingänge aus der Lamina und der Retina bezieht (Boschek, 1971; Campos-Ortega und Strausfeld, 1972).

Verhaltensstudien an fliegenden Dipteren (Musca, Drosophila), die eine Analyse des visuellen Systems zum Ziel haben, gehen vielfach vom sogenannten induzierten Verhalten aus. Darunter ist dasjenige Verhalten zu verstehen, das nicht durch Eigenbewegungen der Tiere selbst ausgelöst wird, sondern durch retinale Bildverschiebungen, die allein eine Folge der Bewegung von Objekten in der optischen Umwelt sind.

Eine der bekanntesten, induzierten Verhaltensreaktionen, die durch Objektverschiebung gegenüber dem Versuchstier ausgelöst wird, ist die der optomotorischen Reaktionen (siehe z.B. Hassenstein, 1951; Fermi und Reichardt, 1963; Götz, 1964, 1972). Diese Reaktionen äussern sich bei fixiert fliegenden Fliegen darin, dass die Tiere versuchen, der Objektbewegung zu folgen, was sich in einem gerichteten Flugdrehmoment äussert.

Die seither vorgenommenen Systemanalysen der optomotorischen Reaktionen bei Insekten sind in Übereinstimmung mit der Hypothese, dass die von benachbarten Rezeptoren der Komplexaugen aufgenommenen Kontrastsignale im Zentralnervensystem nach linearer Transformation miteinander korreliert werden. Dabei stellt die Korrelation einen nichtlinearen Auswerteprozess zweiter Ordnung dar, durch den Bewegungsinformation aus den Kontrastsignalen extrahiert wird; (siehe Reichardt, 1957; Reichardt und Varjú, 1959; Varjú, 1959; Reichardt, 1961). In neuerer Zeit haben diese Überlegungen wesentliche Ergänzungen erfahren, die auf Beobachtungen des

Flug-Orientierungs-Verhaltens beruhen (Reichardt, 1973; Poggio und Reichardt, 1973a; Poggio und Reichardt, 1973b; Pick, 1974; Wehrhahn, 1974; Reichardt und Poggio, 1975; Geiger und Poggio, 1975).

Die nervösen Korrelate der Verarbeitungsprozesse, auf denen die optomotorischen Reaktionen basieren, sind noch nicht bekannt. Es ist jedoch sicher, dass die Retina an den Wechselwirkungs-Prozessen nicht teil hat und recht wahrscheinlich, dass die Strukturen des ersten optischen Ganglions (Lamina) hierfür nicht verantwortlich gemacht werden können (Kirschfeld, 1973).

1.1 Problemstellung

Erst in letzter Zeit wurden Untersuchungen vorgenommen, bei denen das Orientierungs-Verhalten fliegender Insekten (Musca, Drosophila) gegenüber einer ruhenden Umwelt studiert wurde; (Reichardt, 1973; Zimmermann, 1973; Wehrhahn, 1974). Besteht im Versuch die optische Umwelt nur aus einem schwarzen Objekt (Streifen) vor weissem Hintergrund, so wird dieses Objekt angeflogen. Für die Versuchsfliege charakterisiert dieser Zustand die einzige stabile Orientierungslage. Bei mehreren Objekten, durch deren Anordnung auch Muster entstehen, können sich verschiedene stabile Orientierungslagen einstellen. Eine Analyse dieser musterinduzierten Flugorientierung hat gezeigt, dass sie auf drei wesentlichen Eigenschaften basiert (Reichardt und Wenking, 1969; Reichardt, 1973; Poggio und Reichardt, 1973a; Wehrhahn, 1974; Reichardt und

Poggio, 1975):

1.) Dem sogenannten "Eigen"flugverhalten, das sich gegenüber einer kontrastlosen Umwelt einstellt; es äussert sich in einer Drehmomenten- und Liftkraft-Fluktuation.

2.) Dem induzierten Flugverhalten, das durch retinale Bildverschiebungen von Kontrastelementen der optischen Umwelt ausgelöst wird.

3.) Der bei einem frei fliegenden Tier auftretenden Wechselwirkung der nervösen Korrelate beider Prozesse, die dem "Eigen"- und dem induzierten Flugverhalten zugrunde liegen.

Die bisherigen experimentellen und theoretischen Ergebnisse der Verhaltensuntersuchungen zur musterinduzierten Flugorientierung basieren ausschliesslich auf Messungen der Orientierung fliegender Muscae und Drosophilae gegenüber einer ruhenden optischen Umwelt. Es liegt daher nahe, die Untersuchungen auch auf den komplizierteren Fall auszudehnen, dass sich Objekte in dieser Umwelt bewegen. Insbesondere soll betrachtet werden:

a) Bewegung eines dunklen Objektes vor einem weissen Hintergrund.

b) Bewegung eines kontrastierten Hintergrundes in dem sich ein dunkles Objekt befindet.

c) Bewegung eines dunklen Objektes vor einem kontrastierten Hintergrund, bestehend aus statistisch verteilten Kontrastelementen.

Mit dieser Problemstelleung, einer Analyse der musterinduzierten Orientierung fliegender Insekten (Musca) gegenüber einer optischen Umwelt, in der Objektbewegung auftritt, befasst sich die vorliegende Untersuchung.

2.0 Experimentelle Konzeption, Methoden und Material

Alle in dieser Arbeit beschriebenen Versuche beschränken sich auf einen dynamischen Freiheitsgrad: Die Rotation eines fliegenden Versuchstieres um dessen Hochachse, die eine Folge des axialen Flugdrehmoments ist. Die quantitative Bestimmung des Orientierungsverhaltens fliegender Insekten setzt bei diesem Freiheitsgrad voraus, dass der Abstand des Tieres gegenüber der optischen Umwelt konstant gehalten wird. Dadurch ist gewährleistet, dass sich die Abbilder von Objekten der optischen Umwelt auf den Retinae der Komplexaugen nur als Folge einer Rotations- nicht dagegen einer Translations-Bewegung des Versuchstieres verschieben. Man stellt diese Versuchsbedingungen her, indem das Versuchstier in einem Punkt des Raumes festgelegt wird, was sich mittels eines Flugdrehmomenten-Kompensators erreichen lässt.

Als Versuchstiere wurden 3-6 Tage alte Weibchen des Wildtyps Musca domestica verwandt, die der Institutszucht entnommen wurden. In fast allen Versuchen wurden Kopf und Thorax der Versuchsfliegen fest miteinander verbunden. Die Ocellen waren mit schwarzer Farbe abgedeckt. Gereizt wurden in den Versuchen nur die beiden Komplexaugen.

2.1 Apparative Grundausrüstung

Der Drehmomenten-Kompensator und dessen Anordnung in der Gesamtapparatur ist in stark vereinfachter Weise in Abb. 1 wiedergegeben. Das Versuchstier hängt am Kompensator, dessen mechanische und elektronische Details von Fermi und Reichardt (1963) und Götz (1964) beschrieben wurden. Fünf von sechs Freiheitsgraden eines fliegenden Insekts - drei der Translation, zwei der Rotation - blockiert der Kompensator mechanisch, nur die Rotation um die Hochachse der Fliege wird dynamisch kompensiert. Das Versuchstier fliegt daher fixiert am Kompensator, der eine Ausgangsspannung D(t) liefert, die dem momentanen Flugdrehmoment um die Hochachse der Versuchsfliege proportional ist. Die Kompensator-Ausgangsspannung kann zur Drehung zweier konzentrisch angeordneter Zylinder, in deren Achse das Versuchstier hängt, verwendet werden. Der innere Zylinder ist durchsichtig und trägt in der Regel ein oder mehrere Objekte; er bildet den Vordergrund. Der äussere Zylinder, mit dem der Hintergrund simuliert wird, ist matt weiss; in ihn können Muster eingelegt werden. Die Zylinderlängen sind so gewählt, dass ihre Berandungen unter einem Winkel von $\pm 45^{\circ}$ von der Position der Testfliege aus gesehen werden. Die Zylinder werden - unabhängig voneinander - von zwei - 400 Hz erregten - Servomotoren angetrieben, die elektronisch aufeinander abgeglichen sind. Solange nur das Orientierungs-Verhalten einer Versuchsfliege gegenüber einer ruhenden Umwelt studiert wird, bildet die Eingangsgrösse

beider Servo-Motorsteuerungen eine Spannung $\omega(t)$, die sich aus D(t) - der Kompensator-Ausgangsspannung - durch die Beziehung

$$\Theta \frac{d\omega}{dt} + k\omega = -D \tag{1}$$

ableitet. Hierin bedeuten $\Theta \approx 1{,}5 \cdot 10^{-3} g \cdot cm^2$ das Trägheitsmoment der Versuchsfliege um ihre Hochachse, k eine Konstante, mit der im wesentlichen die Reibung zwischen den Flügeln und der umgebenden Luft bei Rotation um die Hochachse simuliert wird und $\omega(t) = d\psi/dt$ die Winkelgeschwindigkeit der Panorama-Zylinder, wobei - wenn beide Motoren angesteuert werden - für den inneren Zylinder die Winkelkoordinate $\psi = \psi_1$ und für den äusseren die Winkelkoordinate $\psi = \psi_2$ verwendet werden. Die durch Gl. (1) spezifizierte Beziehung zwischen D(t) and $\omega(t)$ stellt, wie experimentell sichergestellt werden konnte, eine gute Approximation an die Bedingungen eines frei fliegenden Tieres dar. Die Simulation von Gl. (1) mittels eines Operations-Verstärkers in der Versuchsapparatur ist erforderlich, weil das Trägheitsmoment Θ und die Reibungsgrösse k durch die Kompensation zerstört werden. Durch die Parameter in Gl. (1) wird die "Ankopplung" beider Zylinder (Panoramas) an das Versuchstier festgelegt. Verschiedene Winkelgeschwindigkeiten beider Zylinder, für gegebenes Drehmoment D, die durch verschiedene Grade der Ankopplung eingestellt werden können, lassen sich quantitativ durch verschiedene Werte des Verhältnisses $\frac{\Theta}{k}$ - bei festem Θ - ausdrücken. Den Eingängen beider Motorsteuerungen können additiv zu dem vom Kompensator gelieferten

Signal D(t) bzw. $\omega(t)$ Fremdspannungen U_1 bzw. U_2 zugeführt werden. Da sich konstante Eingangsspannungen an den Servomotoren in konstanten Winkelgeschwindigkeiten der Zylinder äussern, simuliert man mit ihnen Bewegungen des Vordergrundes (innerer Zylinder) vor dem Hintergrund (äusserer Zylinder) und vice versa. In Abb. 1 ist auch angedeutet, wie man die Winkelstellung fortlaufend registrieren kann. Hierzu befinden sich auf den Motorachsen beider Servomotoren je ein Ringpotentiometer deren Schleiferspannungen sich proportional zu den Winkelkoordinaten ψ_1 und ψ_2 verhalten. Welche Auswerteverfahren in den einzelnen Experimenten verwendet wurden, wird weiter unten im einzelnen noch besprochen.

2.1.1 Beleuchtungseinrichtung

Die Beleuchtungseinrichtung für die beiden Zylinder ist in Abb. 1 nicht dargestellt. Sie besteht aus vier übereinander angebrachten Philips TLE 40W/34 de Luxe Ringleuchten, die von einer geregelten Gleichstromquelle gespeist werden. Die Ringleuchten umgeben beide Panorama-Zylinder. Zwischen ihnen und den drehbaren Panorama-Zylindern befindet sich ein weiterer konzentrisch angeordneter Mattplexiglaszylinder, dessen Oberfläche annähernd als Lambertstrahler betrachtet werden kann. Die mittlere Leuchtdichte, die auf den Oberflächen der Panorama-Zylinder herrscht, beträgt etwa 6000 Apostilb, was 0.6 Lambert entspricht.

2.2 Kalibration der Apparatur

2.2.1 Drehmomenten-Kompensator

Der Kompensator wurde zunächst unter stationären Bedingungen absolut geeicht. Zu diesem Zweck wurden auf die Klammer definierte Drehmomente - gemessen in dyn·cm - ausgeübt und der Strom durch die Kompensations-Spule des Kompensators gemessen. Das Ergebnis dieser Messung ist in Abb. 2 dargestellt. Wie man aus dieser Abbildung ersieht, besteht ein exakt linearer Zusammenhang zwischen dem Drehmoment einerseits und dem Kompensationsstrom andererseits. Die Empfindlichkeit beträgt 136 μA pro 1 dyn·cm Drehmoment.

Die dynamische Kalibration erfolgte in der Weise, dass zusätzlich in die Kompensationsspule des Drehmomenten-Kompensators ein sinusförmiger Strom konstanter Amplitude geleitet wurde, dessen Frequenz verändert werden konnte. Sodann wurde die Ausgangsspannung am Kompensator registriert, die proportional zum Strom durch die Kompensationsspule ist. Aus dem frequenzabhängigen Amplituden- und Phasenverlauf ergeben sich die dynamischen Übertragungs-Eigenschaften des Kompensationssystems. Relativer Amplituden- und Phasen-Frequenzverlauf des Kompensators sind in Abb. 3 dargestellt. Aus der Abbildung ersieht man, dass der relative Amplituden-Frequenzgang zunächst konstant verläuft, bei ca. 3 Hz langsam zu steigen beginnt, bei 10 Hz eine Überhöhung von 20% besitzt, die bei 35 Hz ein Maximum von 50% erreicht; mit

weiter ansteigender Frequenz fällt die Ausgangsspannung wieder ab um bei ca. 60 Hz wieder den Wert der Eingangsspannung zu erreichen. Für noch höhere Frequenzwerte stellt sich eine Ausgangsamplitude ein, die um ca. 30% gegenüber der Eingangsamplitude abgesunken ist. Auch der Phasen-Frequenzgang verläuft zunächst konstant; bei 10 Hz stellt sich ein Phasennachlauf von 5^{o} ein. 90^{o} Phasennachlauf wird bei 40 Hz erreicht.

Messungen der Autokorrelationsfunktion - Poggio und Reichardt (1973a) - und damit des Leistungsspektrums der Drehmomentenfluktuation fixiert fliegender Fliegen haben zu dem Ergebnis geführt, dass die höchsten Frequenzkomponenten, die im Drehmoment auftreten, bei maximal 10 Hz liegen. Der Amplituden-Frequenz- und Phasen-Frequenz-Verlauf der Übertragungseigenschaften des Drehmomenten-Kompensators garantiert daher eine nahezu perfekte Wiedergabe des zeitlichen Drehmomentenverlaufs fixiert fliegender Testfliegen.

2.2.2 Servomotoren

Zwei mit 400 Hz erregte Servomotoren treiben die beiden Panorama-Zylinder über je ein Untersetzungsgetriebe an. Die Motoren sind mit Tachogeneratoren versehen, die 400 Hz Signale liefern, deren Amplituden proportional mit der Umdrehungszahl ihrer Motoren ansteigen. Durch geeignete Zwischenverstärkung und Rückführung dieser Signale in die Motorsteuerung wird erreicht, erstens: Ein linearer Zusammen-

hang zwischen der Motoreingangsspannung und der Umdrehungsgeschwindigkeit. Zweitens: Eine sehr starke Reduktion des effektiven Motorträgheitsmomentes, das für die dynamischen Übertragungseigenschaften bestimmend ist.

In Abb. 4 ist der statische Zusammenhang zwischen der Motordrehzahl und der zeitlich konstanten Motoreingangsspannung für einen der beiden Motoren dargestellt. Wie man aus der Abbildung ersieht, ist der Zusammenhang zwischen beiden Grössen streng linear. Die Kalibration beträgt 0,38 Umdrehungen eines Panoramazylinders pro 1 Volt Motoreingangsspannung. Beide Motoren wurden in ihren Empfindlichkeiten elektronisch aufeinander abgeglichen. Die dynamischen Übertragungseigenschaften der Motoren lassen sich durch die Zeitkonstante ihrer Übergangsfunktion charakterisieren. Sie ergibt sich aus dem Einschaltvorgang, der eine Folge einer Stufenfunktion der Spannung am Motoreingang ist und beträgt $5 \cdot 10^{-3}$ sec, womit eine unverzerrte Übertragung von 10 Hz Signalen garantiert ist. Dies ist umsomehr der Fall, da die Ankopplungselektronik entsprechend Gl. (1) die Charakteristik eines Tiefpassfilters besitzt.

2.2.3 Gesamtapparatur

Aufgrund des von einer Versuchsfliege generierten Drehmomenten-Signal-Spektrums und der statischen sowie der dynamischen Übertragungseigenschaften von Kompensator und Motorsteuerung, können wir konstatieren, dass die Übertragungseigenschaften der Gesamtapparatur durch die Ankopplungselektronik determiniert sind. Im Zeitbereich sind diese durch Gl. (1) festgelegt; sie lauten dementsprechend im Frequenzbereich

$$L(i2\pi f) = \frac{1}{\Theta} \cdot \frac{1}{i2\pi f + \frac{k}{\Theta}} \qquad (2)$$

Hierin bedeutet $f = \frac{\omega}{2\pi}$ die Frequenz. Damit ergibt sich für eine Testfliege im Regelkreis der in Abb. 1 dargestellten Apparatur das in Abb. 5 wiedergegebene, einfache Signalflussdiagramm.

Messungen des axialen Trägheitsmomentes um die Hochachse von Testfliegen haben ergeben, dass dieses etwa $1.5 \cdot 10^{-3}$ g·cm^2 beträgt. Der Wert von k für frei fliegende Tiere ist durch Experimente von Land und Collett (1974) annähernd bekannt; er dürfte zwischen $0{,}38 > k > 0{,}13$ g·cm^2·sec^{-1} liegen, entsprechend $4 \cdot 10^{-3} < \frac{\Theta}{k} < 12 \cdot 10^{-3}$ sec. Da das Orientierungs-Verhalten von fixiert fliegenden Testfliegen in diesem Bereich von k bzw. $\frac{\Theta}{k}$ sehr wenig von der Einkopplung abhängt, ist die Wahl von k nicht kritisch. Mit diesen numerischen Werten ergibt sich aus Gl. (1) bzw. Gl. (2) die Kalibration für die gesamte Apparatur, die sich unter stationären Bedingungen in dem Zusammenhang zwischen Flugdrehmoment D und der Winkelgeschwindigkeit $\dot{\psi}$ des Panoramas, soweit es durch

die Kopplung determiniert ist, ausdrückt. Eine einfache Rechnung ergibt die in Tabelle I aufgeführten Werte.

2.2.4 Spezielle Versuchsanordnungen

Bei Reaktionsmessungen an Testfliegen im offenen Regelkreis auf die kontrollierte Bewegung eines Musters wurde die Versuchsanordnung nach Abb. 1 abgeändert und eine Anordnung verwendet, die durch das Signalflussdiagramm nach Abb. 6 wiedergegeben wird. Einer der beiden Servomotoren wurde als Positionsservo verwandt, wodurch sehr präzise Bewegungen des inneren Panoramas um einen Sollwert ψ_o ermöglicht wurden, die mittels einer Führungsspannung U_1 erzeugt wurden. Als Spannungsgeber dienten Funktionsgeneratoren bzw. Sägezahn und Dreiecksspannungen, die einem Oscillographen entnommen wurden. Die vom Drehmomenten-Kompensator während des Experimentes gelieferte Spannung wurde einem on-line Histogramm-Rechner (DIDAC 800, Deutsche Intertechnique) zugeführt. Weitere Einzelheiten sind in der Legende zu Abb. 6 vermerkt.

Bei einigen Untersuchungen, die unter den Bedingungen des geschlossenen Regelkreises durchgeführt wurden, war es erforderlich, beide Panoramazylinder miteinander zu synchronisieren. Das Signalflussdiagramm dieser Anordnung ist in Abb. 7 wiedergegeben. Die Synchronisation erfolgte über die beiden Ringpotentiometer. Bei diesem Verfahren wird der den äusseren Zylinder antreibende Motor mitgeführt.

Eine abgewandelte Version von Abb. 7 ist in dem Signalflussdiagramm nach Abb. 8 wiedergegeben. In diesem Fall wird der innere Motor mitgeführt. Kontrollierte Relativbewegungen zwischen beiden Panoramazylindern könnten mittels der Spannungsquelle N_1 erzeugt werden. Speziell stellt N_1 die von einem Rauschgenerator entnommene Ausgangsspannung dar, mit deren Hilfe verschiedene Inkohärenzgrade der Relativbewegung zwischen beiden Zylindern eingestellt werden konnten.

In einer weiteren Serie von Experimenten war es unter den Bedingungen des offenen Regelkreises erforderlich, die beiden Panoramazylinder um unabhängig vorgegebene Winkelpositionen statistisch zu bewegen und zwar in der Weise, dass sich der Kohärenzgrad der Relativbewegung zwischen beiden Zylindern quantitativ festlegen liess. Das Signalflussdiagramm der verwendeten Anordnung ist in Abb. 9 wiedergegeben. Als Führungsgrössen für die Bewegung der beiden Zylinder dienten die Rauschspannungen N_1 und N_2. Durch einen Mischer $(a_1N_1 + a_2N_2)$ lassen sich verschiedene Grade der Kohärenz beider Zylinderbewegungen erreichen.

2.2.5 Spezielle Methoden der Messergebnis-Auswertung

Ausser den übrigen Methoden der Positions-, Geschwindigkeits- und Drehmomenten-Histogramm Auswertung wurden drei weitere Auswertungsmethoden herangezogen.

Zur unmittelbaren Registrierung des Positions-Histogramm-Schwerpunktes während der stationären Objekt-Tracking-Phase wurde ein elektronischer Integrator verwendet, dessen Eichung in Abb. 10 wiedergegeben ist. Bei konstanter Integrationszeit (120 sec) ergibt sich ein linearer Zusammenhang zwischen der Winkelposition der beiden Panorama-Zylinder und der Ausgangsspannung des Integrators.

Bei der Messung der induzierten Reaktion (Bedingungen des offenen Regelkreises) in Abhängigkeit vom Kohärenzgrad der Bewegungen beider Zylinder wurde als Kohärenzmass der Korrelationskoeffizient $\rho = \overline{\omega_1 \omega_2} \; / \; \sqrt{\overline{\omega_1^2} \cdot \overline{\omega_2^2}}$ verwandt, wobei ω_1, ω_2 die Winkelgeschwindigkeiten von innerem und äusserem Zylinder bezeichnen. ρ wurde mittels dreier elektronischer Multiplikatoren und Integratoren ermittelt.

Zur Analyse der Reaktion (Bedingungen des geschlossenen Regelkreises) auf einen sinusförmig bewegten Streifen fand ein schneller Mehrkanal Thermoschreiber (Thermal-Tip Recorder 7414A, Hewlett Packard) Anwendung. Relative Amplituden- und Phasen-Frequenzgänge liessen sich den Aufzeichnungen entnehmen.

3.0 Flugorientierung gegenüber einem ruhenden Objekt hohen Kontrastes vor kontrastlosem Hintergrund

Die Charakterisierung "ruhendes Objekt" bezieht sich auf das von einer frei fliegenden Fliege mitgeführte, also gegenüber der optischen Umwelt bewegte Koordinatensystem. Bei der in Abb. 1 dargestellten Versuchsanordnung hingegen "ruht" das Versuchstier im fixiert fliegenden Zustand und bewegt seine Umwelt, in der sich ein Objekt befindet.

Als Objekt wurde ein schwarzer, 5° breiter, vertikal orientierter Streifen gewählt, der auf dem inneren Zylinder angebracht ist. Der äussere Zylinder wird bei diesen Experimenten nicht benötigt.

Wird das von einer fixiert am Kompensator fliegenden Versuchsfliege generierte Drehmoment nach Durchlaufen der Θ, k-Simulationsstufe dem Eingang der Motorsteuerung zugeführt, so beobachtet man, dass die Versuchsfliege das Ein-Streifen-Panorama rotiert, bis der Streifen die Flugrichtung (Winkelposition $\psi = 0^{\circ}$) erreicht hat. Dieser Befund hängt nicht von der Anfangslage des Streifens ab; der Streifen nimmt in jedem Fall nach dem Transport die mittlere Position $\bar{\psi} = 0^{\circ}$ ein. Es ist dies die einzige stabile Lage, in der sich das Ein-Streifen-Panorama stationär aufhalten kann. Im Hinblick auf die Bedingungen des freien Fluges können wir auch sagen: Das Versuchstier fliegt den Streifen an, um ihn schliesslich mit beiden Komplexaugen symmetrisch zu fixieren.

In Abb. 11 ist eine Serie von Fixations-Histogrammen dargestellt, die mit einer Versuchsfliege aufgenommen wurden, nachdem der Streifen die stabile Lage eingenommen hat. Aufgetragen wurde die Positions-Wahrscheinlichkeit p des Streifens als Funktion der Winkelposition ψ für verschiedene Kopplungen, ausgedrückt durch das Parameter-Verhältnis $\frac{\Theta}{k}$. Die Histogramme verlaufen annähernd gaussisch; ihre Halbwertsbreite σ nimmt mit steigender Kopplung zunächst wenig, im Bereich sehr hoher Kopplungen hingegen rasch zu.

Wie Reichardt (1973) nachgewiesen hat, beruht dieses Orientierungs-Verhalten gegenüber einer ruhenden Umwelt auf zwei Verhaltens-Elementen und einer Symmetrie-Eigenschaft des visuellen Systems:

a) Dem sogenannten "Eigen"verhalten. Eine Versuchsfliege generiert um ihre Hochachse ständig eine Drehmomenten-Fluktuation, deren Amplitude gaussisch verteilt ist und deren Autokorrelations-Funktion exponentiell verläuft.
b) Dem induzierten Verhalten. Durch das Eigenverhalten wird eine symmetrisch - um eine gegebene Winkelposition - verlaufende Relativbewegung zwischen dem Objekt und der Versuchsfliege erzeugt, durch die Flugdrehmomente induziert werden, die so gerichtet sind, dass das Tier der relativen Objektbewegung folgt. Die für das Fixationsverhalten massgebliche Eigenschaft der induzierten Momente beruht im Prinzip darin, dass während der progressiven Bewegungsphase des Objektes (Bewegung gegen die Flugrichtung) stärkere Flugdrehmomente ausgelöst werden als

während der regressiven Phase und dass dieser Unterschied positionsabhängig ist. Die für die Fixation erforderliche Positions-Information wird also aus der relativen Bewegung des Objektes gewonnen; stabilisierte retinale Bilder von Objekten induzieren keine Flugdrehmomente. Es ist dieser Unterschied im induzierten Flugdrehmoment auf dem der Transport des Objektes in die Fixations-Position beruht. Er lässt auf eine essentielle Asymmetrie-Eigenschaft der für die Auslösung induzierter Flugdrehmomente verantwortlichen nervösen Mechanismen schliessen. Experimentell ist erwiesen, dass die nervösen Korrelate von Eigenverhalten und induziertem Verhalten im Zentralnervensystem in erster Näherung additiv miteinander verrechnet werden (Poggio und Reichardt, 1973a).

c) Der Symmetrie beider Komplexaugen. Hat das Objekt die stabile Fixationslage erreicht, so verschwindet im zeitlichen Mittel der Unterschied im Flugdrehmoment während der einzelnen Bewegungsphasen. Daher kennzeichnet die Symmetrieachse zwischen beiden Augen auch die stabile Fixationsposition.

Basierend auf diesen experimentellen Ergebnissen haben (Poggio und Reichardt, 1973a) die Bewegungsgleichung für dieses Orientierungs-Verhalten aufgestellt. Sie lautet:

$$\Theta\ddot{\psi}(t) + k\dot{\psi}(t) = N(t) - R(\psi,\dot{\psi}) \qquad (3)$$

Durch die linke Seite dieser Gleichung wird die Flugdynamik einer frei fliegenden Fliege bei Drehung um ihre Hochachse (Rotations-Freiheitsgrad ψ) approximiert; sie entspricht

daher der linken Seite der Motorankopplungs-Gleichung (1). Die rechte Seite hingegen beschreibt phänomenologisch die Eigenschaften des visuellen Systems der Fliege, die für den Objekttransport und die Fixation verantwortlich sind. $N(t)$ charakterisiert die Drehmomenten-Fluktuation bei offenem Regelkreis und entspricht daher dem Eigenverhalten. $R(\psi,\dot{\psi})$ bezeichnet das positions- und geschwindigkeits-abhängige induzierte Verhalten. $R(\psi,\dot{\psi})$ hängt nicht wesentlich von der Vergangenheit ab und lässt sich daher in zwei Teilfunktionen zerlegen, wobei die eine, $s(\psi,\dot{\psi})$, gerade und die andere, $\rho(\psi,\dot{\psi})$, ungerade in $\dot{\psi}$ ist. Daher gelten die Beziehungen $s(\psi,+\dot{\psi}) = s(\psi,-\dot{\psi})$ und $\rho(\psi,+\dot{\psi}) = -\rho(\psi,-\dot{\psi})$. Und es ist

$$R(\psi,\dot{\psi}) = s(\psi,\dot{\psi}) + \rho(\psi,\dot{\psi}) \tag{4A}$$

Bei normalen Kopplungswerten ($\frac{\Theta}{k} \leq 12\cdot10^{-3}$ sec) sind die Fluktuationen in $\dot{\psi}$ klein, sodass sich s und ρ nach $\dot{\psi}$ entwickeln lassen und die Entwicklung nach $\dot{\psi}$ abgebrochen werden kann. Da die Entwicklungen von s nur gerade Potenzen und die von ρ nur ungerade Potenzen von $\dot{\psi}$ enthalten können, ergibt sich für R als Näherung

$$R(\psi,\dot{\psi}) \approx -D(\psi) + r(\psi)\dot{\psi} \tag{4B}$$

$D(\psi)$ ist mittels einer 5° breiten Streifens bestimmt worden, (Reichardt, 1973), und verläuft entsprechend der in Abb. 12 wiedergegebenen ungeraden Funktion in ψ, die sich aus einem Potential $U(\psi)$, entsprechend

$$D(\psi) = -\frac{\partial}{\partial\psi} U(\psi) \tag{4C}$$

ableiten lässt. Wie man aus Abb. 12 ersehen kann, lässt sich $D(\psi)$ in der Umgebung der stabilen Fixationslage ($\psi = 0$) durch eine Gerade mit der Steigung α approximieren, also

$$D(\psi) \approx \alpha\psi \qquad \text{mit } -20^{\circ} \leq \psi \leq +20^{\circ} \tag{4D}$$

Weitere Einzelheiten über die Struktur der rechten Seite von Gl. (3) sind den Arbeiten von Reichardt (1973) und Poggio und Reichardt (1973a) zu entnehmen.

Für die Aufenthalts-Wahrscheinlichkeit $p(\psi)$ des Streifens während der Fixationsphase erhält man aus Gl. (3) mit der linearen Näherung nach Gl. (4B)

$$p(\psi) = \sqrt{\frac{1}{2\pi\sigma^2}} \cdot e^{-\frac{\psi^2}{2\sigma^2}} \tag{5A}$$

mit

$$\sigma^2 = \frac{A}{\Theta^2 \cdot a \cdot b} \cdot \frac{b+\gamma}{(a+b\cdot\gamma+\gamma^2)} \tag{5B}$$

Hierin bedeuten, soweit noch nicht eingeführt: A die mittlere Leistung der Drehmomenten-Fluktuation, die sich aus dem Eigenverhalten bestimmen lässt; $a = \frac{\alpha}{\Theta}$, mit α der Steigung von $D(\psi)$ in der Umgebung von $\psi = 0$; $b = \frac{k}{\Theta} + \frac{r}{\Theta}$, worin r konstant gewählt wird, da sich der Streifen in einem schmalen ψ-Bereich aufhält; $\gamma = \frac{1}{\tau}$, worin τ die Verschiebungszeit ist, bei der die Autokorrelation der Drehmomenten-Fluktuation auf 1/e abgefallen ist.

Die Werte der in Gl. (5) auftretenden Parameter sind experimentell zugänglich und betragen bei Ein-Streifen-Fixation:

$$A \approx 0{,}09 \ \mathrm{dyn}^2 \cdot \mathrm{cm}^2$$

$$\Theta \approx 1{,}5 \cdot 10^{-3} \ \mathrm{g} \cdot \mathrm{cm}^2$$

(6)
$$a = \frac{\alpha}{\Theta} \approx 1270 \ \mathrm{rad}^{-1} \cdot \mathrm{sec}^{-2}$$

$$b = \frac{k}{\Theta} + \frac{r}{\Theta} \approx \frac{k}{\Theta} + 430 \ \mathrm{sec}^{-1}$$

$$\gamma \approx 1{,}9 \ \mathrm{sec}^{-1}$$

Damit ergeben sich für σ in Abb. 11 Werte, die den gemessenen $p(\psi)$ Verteilungen gut entsprechen, wenn man die jeweilige Kopplung berücksichtigt. Für höhere Kopplungen, $\frac{\Theta}{k} > 12 \cdot 10^{-3}$, weichen die gemessenen σ-Werte in Abb. 11 zunehmend von den auf theoretischem Wege bestimmten ab, was darauf zurückzuführen ist, dass der Streifen in Bereiche der $D(\psi)$-Funktion eintritt, in denen $D(\psi)$ nicht mehr linear von ψ abhängt.

3.1 Minimalabschätzung der statistisch unabhängigen Daten im Drehmomenten-Signal und im Positions-Signal

Für die Auswertung der in dieser Arbeit mitgeteilten Versuchsergebnisse ist es erforderlich, eine Minimalabschätzung der statistisch unabhängigen Datenrate im Drehmomenten-Signal (bei offenem Regelkreis) und im Positions-Signal (bei geschlossenem Regelkreis) vorzunehmen, da von diesen Raten die Messzeiten abhängen, die man benötigt, um stabile Histogramme zu gewinnen.

Das Drehmomenten-Signal - gemessen im offenen Regelkreis - besitzt eine gaussische Amplituden-Verteilung (Reichardt, 1973), und eine Autokorrelations-Funktion, die in sehr guter Näherung durch $A\ e^{-\gamma|\tau|}$ mit $A = 0{,}09\ dyn^2 \cdot cm^2$ und $\gamma = 1{,}9\ sec^{-1}$ wiedergegeben wird (Poggio und Reichardt, 1973a). Aus der Autokorrelations-Funktion lässt sich durch Fourier-Transformation das Leistungsspektrum S(f) des Drehmomenten-Signals bestimmen. Es ist gegeben durch den Ausdruck

$$(7) \qquad S(f) = \int_{-\infty}^{+\infty} A\ e^{-\gamma|\tau|}\ e^{-2\pi i f \tau}\ d\tau = \frac{2A}{\gamma\left[1+\left(\frac{2\pi f}{\gamma}\right)^2\right]}$$

der in Abb. 13 normiert aufgetragen wurde. Ein sinnvolles Kriterium für eine Minimalabschätzung der oberen Grenzfrequenz f_G im Drehmomenten-Signal ist dadurch gegeben, dass die schraffierten Flächen in Abb. 13 gleich gewählt werden. Dies ist der Fall, wenn für $\frac{2\pi f_G}{\gamma} = 1{,}57$ ist; da $\gamma = 1{,}9$, erhält man für $f_G = 0{,}475$ Hz. Aufgrund des Shannonschen Abtasttheorems folgt daraus, dass man zumindest mit einem statistisch unabhängigen Datum pro Sekunde im Drehmomenten-Signal rechnen kann.

Das Leistungsspektrum des Positions-Signals wurde unter den Bedingungen einer stationären Ein-Streifen-Fixation (geschlossener Regelkreis) mittels eines PDP 8E Rechners bestimmt. Um eine Minimalabschätzung des Datenflusses im Positions-Signal zu erhalten, wurde die Ankopplung niedrig gehalten ($\frac{\Theta}{k} \approx 4 \cdot 10^{-3}$), da mit wachsender Kopplung (grösserer

Zwischenverstärkung) höhere Frequenzkomponenten im Positions-Signal zunehmend an Einfluss gewinnen. Abb. 14 enthält das normierte Leistungsspektrum des Positions-Signals. Durch die Gleichheit der schraffierten Flächen ergibt sich als Grenzfrequenz f_G = 0,64 Hz. Wenn man daher auch in diesem Fall mit einem Fluss statistisch unabhängiger Daten von 1 Datum pro Sekunde rechnet, so befindet man sich auf der sicheren Seite einer Minimalabschätzung - auch für höhere Kopplungswerte.

3.2 Komponenten der Asymmetrie-Eigenschaft des induzierten Flugdrehmoments

Zur Einleitung und zur Aufrechterhaltung einer stabilen Ein-Streifen-Fixation benötigt die Fliege Information über die Position des Streifens. Diese Information wird von ihr nicht unmittelbar aus der Lage, sondern mittelbar aus der Relativbewegung des Streifens in einem Positions-Intervall gewonnen. Wie schon früher gezeigt wurde (Reichardt, 1973), induziert ein um eine Winkelposition ψ_o symmetrisch oscillierender Streifen ein resultierendes Flugdrehmoment, dessen Orientierung so gerichtet ist, dass sich der Streifen auf die stabile Fixations-Position zubewegt. Die ψ-Abhängigkeit dieses Moments - gemessen mit einem Streifen - wurde in Abb. 12 dargestellt. Wenn symmetrisch gewählte Reizbedingungen zu einer (im zeitlichen Mittel) von Null verschiedenen

Reaktion führen, dann muss der für die Bildung der Reaktion verantwortliche zentralnervöse Mechanismus Asymmetrie-Eigenschaften besitzen. Es erhebt sich damit die Frage, ob Komponenten dieser Eigenschaften experimentell getrennt bestimmt werden können und sich die Reaktion auf den symmetrisch oscillierenden Streifen additiv aus den Teilreaktionen auf extrem asymmetrische Streifenbewegung zusammensetzen lässt.

Zur Ausführung dieser Experimente wurde eine abgeänderte Versuchsanordnung gewählt, deren Signalflussdiagramm in Abb. 6 wiedergegeben ist. Die Versuchsfliege befand sich am Drehmomenten-Kompensator; registriert wurden Drehmomenten-Histogramme. Die Kopplung an das Ein-Streifen-Panorama war in diesen Versuchen aufgehoben (offener Regelkreis); bewegt wurde das Ein-Streifen (5°)-Panorama (innerer Zylinder); in Abb. 15 sind die Ergebnisse dieser Messungen aufgetragen; die Tabelle II enthält das Messprogramm und die Messergebnisse im einzelnen. Bei den in den Teilabbildungen a,c,e,g,i,k dargestellten Histogrammen wurde der Streifen um die Winkelposition $\psi_o = +20^{\circ}$ bewegt, bei den in den Teilabbildungen b,d,f,h,j,l dargestellten Histogrammen um die Position $\psi_o = -20^{\circ}$. Im Fall der Teilabbildungen a,b wurde der Streifen symmetrisch bewegt, und zwar mit einer Frequenz von 1 Hz und einer Amplitude von $\Delta\psi = \pm 5^{\circ}$. Aus der Verschiebung der Histogrammschwerpunkte in a und b lässt sich die Stärke der unter diesen Versuchsbedingungen induzierten mittleren Momente ablesen. Wie man Tabelle 2 entnehmen kann, beträgt die in einer der beiden Positionen gemessene mittlere Reaktion $0{,}525 \pm 0{,}012$ dyn·cm.

Bei den in den Teilabbildungen c,d dargestellten Histogrammen wurde der Streifen mit gleicher Geschwindigkeit in den Intervallen $\psi = +\psi_o \pm \Delta\psi = +20^o \pm 5^o$ und $\psi = -\psi_o \mp \Delta\psi = -20^o \mp 5^o$ progressiv, d.h. in bezug auf die Komplexaugen von vorn nach hinten, bewegt. Die regressive Bewegung des Streifens dagegen erfolgte mit extrem hoher Geschwindigkeit. Die Gleichheit der Streifengeschwindigkeiten im symmetrischen und asymmetrischen Reizprogramm erreicht man, indem das asymmetrische Programm mit doppelter Frequenz (2 Hz) durchgeführt wird. Das Ergebnis ist in Tabelle II enthalten. In den Teilabbildungen e,f sind die Histogramme dargestellt, die man erhält, wenn unter gleichen Versuchsbedingungen der Streifen mit gleicher Geschwindigkeit in denselben Intervallen regressiv bewegt wird; in diesem Fall erfolgt die progressive Bewegung extrem schnell. Bildet man nun die Differenz der Ergebnisse aus den Teilabbildungen c,d und e,f, so ergibt sich ein Reaktionswert von $0{,}350 \pm 0{,}02$ dyn·cm. Ein Vergleich mit dem Ergebnis, das mit symmetrischer Streifenbewegung gewonnen wurde zeigt, dass sich beide Resultate um $0{,}175 \pm 0{,}023$ dyn·cm unterscheiden und dass dieser Unterschied hochsignifikant ($p < 0{,}001$) ist. Dieses Ergebnis besagt: Progressive Streifenbewegung im Intervall $\Delta\psi = \pm 5^o$ löst eine wesentlich stärkere Flugdrehmomenten-Reaktion aus als regressive, die Addition der beiden Teilreaktionen liefert jedoch eine Gesamtreaktion die signifikant kleiner ist als die, die durch symmetrische Streifenbewegungen unter äquivalenten Bedingungen ausgelöst

wird. Anders liegen die Verhältnisse, wenn das Positions-Intervall, innerhalb dessen sich der Streifen bewegt, vergrössert wird. In den Teilabbildungen g bis l sind entsprechende Ergebnisse dargestellt, die bei gleichen Streifengeschwindigkeiten in den Positions-Intervallen $\psi = \pm\psi_o \pm \Delta\psi = \pm 20^o \pm 10^o$ gewonnen wurden. Die Teilabbildungen g,h geben den symmetrischen Fall, die Teilabbildungen i bis l den asymmetrischen Fall wieder. Unter symmetrischen Reizbedingungen erhält man eine mittlere Reaktion von 0,500 ± 0,025 dyn·cm, während die Addition der Teilreaktionen auf progressive und regressive Streifenbewegung zu einer Gesamtreaktion von 0,475 ± 0,032 dyn·cm führt. Beide Ergebnisse unterscheiden sich um 0,025 ± 0,041 dyn·cm. Dieser Unterschied ist nicht signifikant ($p \sim 0,7$); die Reaktion unter symmetrischen Reizbedingungen lässt sich als Summe der Teilreaktionen auf asymmetrische Reizbedingungen darstellen.

Als Ergebnis dieses Abschnittes können wir festhalten: Progressive Streifenbewegung löst unter gleichen Versuchsbedingungen ein stärkeres induziertes Flugdrehmoment aus als regressive Streifenbewegung. Die Summe der Teilreaktionen auf progressive und auf regressive Streifenbewegung entspricht der Reaktion auf symmetrische Streifenbewegung, wenn das Positions-Intervall innerhalb dessen der Streifen bewegt wird hinreichend gross gewählt wird. Die kritische Intervallgrösse liegt zwischen $\pm 5^o$ und $\pm 10^o$. Da während der

stationären Fixation eines Streifens (geschlossener Regelkreis) dessen Aufenthaltswahrscheinlichkeit zumindest diesen Intervallbereich überdeckt, ist das hier gewonnene Ergebnis (Additivität der Teilreaktionen) auf die Ein-Streifen-Fixation anwendbar. Es wird zu klären sein, warum die Additivität bei kleineren Intervallen verlorengeht.

3.3 Flugorientierung gegenüber einem bewegten Objekt hohen Kontrastes vor kontrastlosem Hintergrund (Objekt-Tracking)

In diesem Kapitel wird das Fixations-Verhalten von Versuchsfliegen gegenüber einem mit konstanter Winkelgeschwindigkeit bewegten Objekt hohen Kontrastes vor weissem Hintergrund beschrieben und auf die phänomenologische Theorie der Objekt-Fixation zurückgeführt.

Als Objekt diente wieder ein 5° breiter, vertikal orientierter, schwarzer Streifen, der auf dem Panorama angebracht ist. Die Versuchsanordnung entspricht der in Kapitel 3.0 beschriebenen, jedoch wird dem Eingang der den Versuchszylinder antreibenden Motorsteuerung eine konstante Spannung hinzuaddiert. Diese bewirkt bei offenem Regelkreis, dass das Streifenpanorama mit konstanter Winkelgeschwindigkeit rotiert. Rotationsgeschwindigkeit ω des Panoramas und zusätzliche Motor-Eingangsspannung V sind zueinander proportional.

Wird die Kopplung zwischen der am Kompensator hängenden Versuchsfliege und dem rotierenden Panorama hergestellt, so wird der Streifen in eine stabile Fixationslage transportiert, die je nach Rotationsrichtung um $\pm\psi_{tr}$ von der normalen Fixationslage $\psi = 0$ (in Flugrichtung) abweicht. Dabei wächst der Betrag von ψ_{tr} mit steigendem Betrag der Rotationsgeschwindigkeit ω des Streifens. Bezogen auf die Rotationsbewegung eines frei fliegenden Tieres besagt dieser Befund, dass die Fliege dem mit ω bewegten Objekt mit gleicher, konstanter Winkelgeschwindigkeit ω folgt (stationäres Tracking). Die Winkelabweichung ψ_{tr} zwischen dem Objekt und der Flugrichtung des Tieres wächst mit zunehmender Winkelgeschwindigkeit des Objektes.

In Abb. 16 ist der gemessene Zusammenhang zwischen der Winkelabweichung ψ_{tr} und der Zusatzspannung V (kalibriert in dyn·cm) bzw. der Rotationsgeschwindigkeit ω des Streifens angegeben. Die vollen Punkte charakterisieren das Verhalten von Versuchsfliegen mit festgelegtem Kopf, die offenen Punkte das von Versuchsfliegen mit freiem Kopf. Die Kopplung beträgt in diesen Versuchen $\frac{\Theta}{k} = 8 \cdot 10^{-3}$ sec. Wie man aus der Abbildung ersieht, besteht zwischen ψ_{tr} und der Rotationsgeschwindigkeit ω des Objektes ein linearer Zusammenhang, der sich nur auf ψ_{tr}-Werte bis etwa $\pm 20^{\circ}$, entsprechend Rotationsgeschwindigkeiten von etwa 300°/sec, erstreckt. Bei Überschreiten dieser Geschwindigkeitswerte verlieren die Versuchsfliegen das Objekt.

Vom Standpunkt der phänomenologischen Theorie lässt sich der stationäre Tracking-Fall wie folgt charakterisieren: Ausgehend von Bewegungsgleichung (3) hat man der rechten Seite dieser Gleichung den Term $\mp k\,\omega$= const. zuzufügen, wobei das Vorzeichen über die Bewegungsrichtung des Streifens entscheidet. Damit ergibt sich

$$\Theta\ddot{\psi}(t) + k\dot{\psi}(t) = N(t) - R(\psi,\dot{\psi}) \mp k\,\omega \tag{8}$$

Da sich nach Ankopplung der Versuchsfliege an das Panorama eine stabile Streifenlage einstellt, lässt sich das induzierte Moment in der Umgebung des Gleichgewichts wieder nach $\dot{\psi}$ entwickeln. Damit ergibt sich aus Gl. (8) die linearisierte Beziehung

$$\Theta\ddot{\psi}(t) + k\dot{\psi}(t) = N(t) - \alpha\psi(t) - r\dot{\psi}(t) \pm k\,\omega \tag{9}$$

Die mittlere Position des Streifens ergibt sich aus einem Zeitmittel über $\psi(t)$, $\dot{\psi}(t)$, $\ddot{\psi}(t)$ und $N(t)$. Da diese Grössen bei stationärer Fixation symmetrisch um ihren jeweiligen Mittelwert fluktuieren, ist $\overline{\psi(t)} = \psi_{tr}$, $\overline{\dot{\psi}(t)} = \overline{\ddot{\psi}(t)} = \overline{N(t)} = 0$, sodass aus Gl. (9) die einfache Beziehung

$$\psi_{tr} = \pm \frac{k}{\alpha}\,\omega \tag{10}$$

folgt. In Übereinstimmung mit dem experimentellen Ergebnis hängt die Winkelabweichung ψ_{tr}, die sich beim stationären Objekt-Tracking einstellt, linear von der Winkelgeschwindigkeit des Objektes ab. Entsprechend der linearen Näherung gilt Gl. (10) nur insoweit als der lineare Bereich des in Abb. 12 dargestellten $D(\psi)$-Verlaufs nicht verlassen wird.

Darin liegt jedoch keine Einschränkung, da ausserhalb dieses Bereiches stationäres Tracking nicht möglich ist.

Die Steigung der in Abb. 16 eingetragenen Geraden, die durch den Koordinatenursprung führt, wurde nicht als Regression aus den in der Abbildung enthaltenen Messpunkten abgeleitet, sondern zu 20^{o} dyn^{-1} cm^{-1} gewählt. Dieser Steigungswert ergibt sich aus vielen individuellen Einzelmessungen von Einstreifen-$D(\psi)$-Charakteristiken. Man sieht, dass dieser Verlauf mit den Messwerten gut übereinstimmt. Die Tatsache, dass die durch Mittelung aus 111 Einzelmessungen gewonnene, in Abb. 12 wiedergegebene, $D(\psi)$-Charakteristik eine etwas geringere Steigung in der Umgebung des Nulldurchganges bei $\psi = 0$ aufweist, beruht auf dem dort angewandten Mess- und Mittelungsverfahren.

3.4 Flugorientierung gegenüber einem bewegten Kontrastmuster (Muster-Tracking)

In einer Serie weiterer Experimente wurde das Fixations-Verhalten untersucht, wenn an Stelle des bewegten Objektes (Streifen) ein bewegtes 360^{o}-Muster tritt, in dem sich ein Objekt hohen Kontrastes befindet.

Als Muster diente ein das ganze Panorama ausfüllender Film, der eine Grautextur trägt, die von quadratischen Elementarbereichen gebildet wird. Fünfzig Prozent dieser

Elementarbereiche besitzen einen Transmissionsgrad von nahezu 100%, die anderen fünzig Prozent einen (untereinander gleichen) Transmissionsgrad von weniger als 100%. Die Anordnung der Elementarbereiche ist rein zufällig; alle die Anordnung betreffenden Kombinations-Wahrscheinlichkeiten sind Null. Der jeweilige Kontrast m in einem solchen Muster ist definiert durch das Verhältnis $(I_2-I_1)/(I_2+I_1)$ wobei mit I_2 der Transmissionsgrad der nahezu durchsichtigen und mit I_1 der der grauen Elementarbereiche bezeichnet wird. Jeder Elementarbereich besitzt - bezogen auf die Achse des Panoramazylinders - und gemessen in der Äquatorialebene des Fliegenauges eine Ausdehnung von $4,17^\circ \times 4,17^\circ$. Auf diesem 360°-Muster statistisch verteilter Kontrastelemente befindet sich ein schwarzer, 5° breiter, vertikal orientierter Streifen. Bei den in diesem Kapitel beschriebenen Experimenten war das jeweilige Muster mit dem schwarzen Streifen im inneren Panorama-Zylinder angebracht.

Wird eine Versuchsfliege an das Panorama angekoppelt, so fixiert sie den Streifen auch unter diesen Bedingungen in Flugrichtung - es sei denn der Kontrast m der Textur ist grösser als 92%; in diesem Fall wird keine Fixation beobachtet. Wenn das Muster ($m < 92\%$) mit konstanter Winkelgeschwindigkeit ω bewegt wird, so stellt sich im geschlossenen Regelkreis wiederum eine stabile Lage des Panoramas ein, die dadurch ausgezeichnet ist, dass der Streifen eine mittlere Winkelposition im Bereich $0 < \psi_{tr} < \pm 20^\circ$ ($\pm$ je nach Bewegungsrichtung) einnimmt. Das heisst, auch unter diesen Musterbedingungen findet ein Objekt-Tracking statt. In Abb. 17 ist die Winkelverlagerung ψ_{tr} des Streifens (gegenüber der Flug-

richtung $\psi = 0$) als Funktion der Zusatzspannung V (kalibriert in dyn·cm) aufgetragen. Parameter des Versuchs ist der Kontrast der Textur. Entsprechend dem Ergebnis des Kapitels 3.3 ergibt sich bei einem Kontrastwert $m = 0$ eine lineare Beziehung zwischen ψ_{tr} und der Zusatzspannung V am Motoreingang bzw. der Winkelgeschwindigkeit ω des Musters. Lineare Beziehungen zwischen ψ_{tr} und V bzw. ω beobachtet man aber auch bei Kontrastwerten $m > 0$; das geht aus den auch in Abb. 17 wiedergegebenen Messungen hervor, die mit Musterkontrastwerten von $m = 33\%$ und $m = 56{,}3\%$ gewonnen wurden. Allerdings nimmt die Steigung des linearen Zusammenhanges zwischen ψ_{tr} und V mit wachsendem Musterkontrast zu, was ganz offensichtlich auf der Abnahme der Kontrastdifferenz zwischen dem Streifen (Konstrast ~ 100%) und dem Musterkontrast m beruht. Aufgrund der Tatsache, dass die Beziehung zwischen ψ_{tr} einerseits und V bzw. ω andererseits nur hinsichtlich ihrer Steigung beeinflusst wird, folgt aus Gl. (10) des Kapitels 3,3, dass α vom Musterkontrast m beeinflusst wird. Damit ergibt sich die Aufgabe, $\alpha = f(m)$, das heisst die Abhängigkeit α vom Musterkontrast m, unter den hier gegebenen experimentellen Bedingungen, empirisch zu bestimmen.

Aufgrund der in Abb. 17 nachgewiesenen linearen Beziehung zwischen ψ_{tr} und V bietet sich hierzu folgendes Verfahren an: Eine konstante Zusatzspannung V - zum Beispiel das Äquivalent von 0,236 dyn·cm - wird gewählt und der Verlagerungswinkel ψ_{tr} als Funktion des Musterkontrastes m unter stationären Bedingungen bestimmt. Das Ergebnis einer solchen Messreihe ist in Abb. 18 enthalten. Wie zu erwarten, beobachtet

man eine Zunahme von ψ_{tr} mit wachsendem m. Bis zu m-Werten von etwa 25% nimmt die Verlagerung in ψ_{tr} geringfügig zu; der Einfluss von m auf ψ_{tr} ist jedoch für höhere Werte von m stark ausgeprägt. Mit Hilfe von Gl. (10) lässt sich der Zusammenhang zwischen α und m aus der empirisch gegebenen Abhängigkeit ψ_{tr} von m berechnen. Das Ergebnis ist in Abb. 19 enthalten. Man ersieht aus der Abbildung, dass für Kontrastwerte $m > 25\%$ die Steigung α der von diesem Muster erzeugten $D(\psi)$-Charakteristik in der Nähe des Gleichgewichtszustandes für höhere Kontraste proportional zu m abnimmt.

Zusammenfassend lässt sich sagen: Auch unter den hier gewählten Versuchsbedingungen - Objekt hohen Kontrastes eingelagert in ein Muster, das aus statistisch verteilten, einheitlichen Kontrastwerten besteht - wird Objekt-Fixation und Objekt-Tracking beobachtet. Der Musterkontrastwert m beeinflusst nicht die Gesetzmässigkeiten, denen das Objekt-Tracking unterliegt, sondern nur die Winkelverlagerung ψ_{tr}, die sich unter stationären Bedingungen zwischen der vorlaufenden Positionsrichtung des rotierenden Objektes im Muster und der nachlaufenden Flugrichtung des Versuchstieres einstellt. Da ψ_{tr} wegen des Verlaufs von $D(\psi)$ auf den Bereich $-20^{\circ} \leq \psi \leq +20^{\circ}$ eingeschränkt ist, reduziert hoher Musterkontrast den Tracking-Bereich auf sehr kleine Winkelgeschwindigkeiten des Panoramas.

3.5 Detektion bewegter Objekte vor einem Konstrastmuster

Die Ergebnisse der im vorhergehenden Kapitel 3.4 beschriebenen Experimente haben gezeigt, dass sich die Fixation eines schwarzen Streifens, der Bestandteil eines statistischen Schwärzungsmusters ist, mit zunehmendem Kontrast des Musters verschlechtert. Ist der Kontrast des statistischen Musters vergleichbar mit dem des Streifens (etwa 92%), so wird keine Streifen-Fixation beobachtet; unter diesen Bedingungen wird der Streifen (jedenfalls im Hinblick auf die beobachtete Reaktion) von seiner Umgebung nicht unterschieden.

Der Zusammenbruch der Streifen-Fixation ist möglicherweise nicht nur durch die hohen Kontrastwerte des statistischen Musters bedingt, sondern auch durch die Tatsache, dass der Streifen selbst "Bestandteil" dieses Musters ist - d.h. die räumliche Zuordnung zwischen ihm und den Elementen des statistischen Musters festliegt. Es erhebt sich daher die Frage, ob der Streifen von der Fliege auch bei extrem hohem Musterkontrast detektiert und fixiert werden kann, wenn die feste räumliche Zuordnung aufgehoben wird. Dies liesse sich erreichen, wenn der Streifen relativ zu seinem Hintergrund bewegt wird. Damit würde die Positions- und Geschwindigkeits-Kohärenz zwischen den Elementen des statistischen Musters und dem Streifen gestört.

In den Versuchen war das statistische Schwärzungsmuster in dem äusseren Panorama-Zylinder, der Streifen im durchsichtigen inneren Panorama-Zylinder angebracht. Die die Zylinder antreibenden Servomotoren wurden über die Ringpotentiometer miteinander synchronisiert und die Eingänge der Servomotorsteuerungen parallel geschaltet. Das Signalflussdiagramm dieser Versuchsanordnung ist in Abb. 7 wiedergegeben.

In Abb. 20 ist eine an einer repräsentativen Fliege gewonnene Versuchsserie mit den erforderlichen Kontrollmessungen dargestellt. Zunächst wurde die Fixation des schwarzen Streifens ohne das statistische Kontrastmuster geprüft, Abb. 20a; sodann der Streifen zusammen mit dem Kontrastmuster auf ein und demselben Zylinder angebracht und nachgewiesen, dass die Fixation zerstört ist, Abb. 20b. Anschliessend wurde der Streifen aus dem statistischen Kontrastmuster herausgelöst und einige Millimeter vor dem Kontrastmuster angebracht. Dabei blieb er jedoch mechanisch fest mit dem Panorama-Zylinder, der das Kontrastmuster trägt, verbunden. In dieser Weise war perfekte Synchronisation (Kohärenz) zwischen dem Vordergrund (Streifen) und dem Hintergrund (statistisches Kontrastmuster) gewährleistet. Das Ergebnis dieses Kontrollversuchs ist in Abb. 20c enthalten. Auch unter diesen Bedingungen beobachtet man keine Fixation des Streifens. Das ist trotz der perfekten Synchronisation von Vordergrund und Hintergrund nicht selbstverständ-

lich, denn durch binokulares Sehen im Frontalbereich beider Komplexaugen wäre es im Prinzip möglich, dass der Streifen wegen seines Abstandes vom Hintergrund detektiert und fixiert werden könnte. Nun wurde der Streifen von seinem Hintergrund mechanisch entkoppelt und auf dem inneren durchsichtigen Zylinder angebracht. An Stelle der mechanischen Kopplung trat nunmehr die elektronische Kopplung zwischen beiden Servomotoren. Unter diesen Bedingungen beobachtet man eine Fixation des Streifens, Abb. 20d, die in ihrer Qualität dem Ergebnis des ersten Kontrollversuchs, Abb. 20a, vergleichbar ist. Abgesehen von der zu erwartenden Schwerpunkts-Verlagerung der Positions-Wahrscheinlichkeit bleibt die Fixation auch dann erhalten, wenn der Streifen gegenüber dem Hintergrund mit konstanter Winkelgeschwindigkeit bewegt wird, Abb. 20e. Unter diesen Versuchsbedingungen ist also ein echtes Objekt-Tracking möglich. Warum jedoch erhält man so unterschiedliche Ergebnisse, je nachdem der Streifen entweder mechanisch mit dem Hintergrund verbunden ist, oder die Synchronisation von Vorder- und Hintergrund elektronisch erzwungen wird? Bei mechanischer Kopplung ist die Synchronisation perfekt, bei elektronischer Kopplung dagegen nicht, weil sich zwischen den Servomotorachsen und den Ringpotentiometern Getriebe befinden, die eine kleine Positionsungenauigkeit trotz Synchronisation über die Ringpotentiometer bewirken. Die relative Positionsungenauigkeit zwischen dem Hintergrund-Muster und dem Vordergrund-Streifen lässt sich jedoch quantitativ messen. Bezeichnet man mit $\psi_1(t)$ die Winkelposition des Streifens und mit $\psi_2(t)$ die Winkelposition eines Aufpunktes

im Musterhintergrund, so ist der Ausdruck

$$(11) \qquad \rho = \cos \delta = \frac{\overline{\psi_1(t) \cdot \psi_2(t)}}{\sqrt{\overline{\psi_1^2(t)}}\ \sqrt{\overline{\psi_2^2(t)}}}$$

ein quantitatives Mass für die Kohärenz zwischen $\psi_1(t)$ und $\psi_2(t)$, wobei δ den Winkel zwischen den Funktions-Vektoren $\vec{\psi}_1$ und $\vec{\psi}_2$ bezeichnet. $\rho = 1$ entspricht Kohärenz zwischen ψ_1 und ψ_2, $\rho = 0$ dagegen Inkohärenz; Werte von ρ zwischen null und eins bedeuten Teilkohärenz. Messungen der durch die Motorgetriebe hervorgerufenen Synchronisations-Ungenauigkeit haben ergeben, dass $\rho = 0{,}988$ beträgt; dem entspricht ein Winkel $\Delta\delta$ zwischen $\vec{\psi}_1$ und $\vec{\psi}_2$ von $8{,}89^{\circ}$. Bei den hier gewählten Muster-Bedingungen reicht also schon dieser geringe Inkohärenzanteil aus, um den Vordergrund (Streifen) vom Hintergrund (statistisches Kontrastmuster) für die Fliege detektierbar werden zu lassen.

Da dieser geringe Fehler in der Synchronisation zwischen beiden Panorama-Zylindern für eine Fixation des durchgehenden Streifens genügt, wurden die Versuchsbedingungen so abgewandelt, dass die Detektions- bzw. Fixationsschwelle bestimmbar wird. Zu diesem Zweck wurden die im folgenden beschriebenen Versuche mit einem Streifensegment ausgeführt, dessen Länge nur 1/8 des durchgehenden Streifens beträgt. Es wurde in der unteren Hälfte des Panoramas angebracht. Dies ist erforderlich, weil die Objektfixation auf die unteren Hälften der Komplexaugen (unterhalb des Augenäquators)

beschränkt ist (Reichardt, 1973; Geiger und Poggio, 1975). Vorversuche haben ergeben, dass unter diesen Bedingungen die prinzipiell gegebene Imperfektion der Synchronisation nicht ausreicht, um dieses Objekt für die Fliege detektierbar zu machen. Damit ergibt sich die Möglichkeit, durch Einführung relativer Bewegung zwischen Vorder- und Hintergrund das Auftreten der Streifensegment-Fixation quantitativ zu studieren.

Die Versuchsanordnung entsprach dem in Abb. 8 wiedergegebenen Signalflussdiagramm. Eine Rauschspannung, deren Amplituden gaussisch verteilt sind und deren Frequenzband von null bis 15 Hz * reicht, wurde dazu verwendet, das Streifensegment, das sich auf dem inneren Panorama-Zylinder befindet, vor dem Hintergrund des statistischen Musters mit verschiedenen, mittleren Amplituden definiert zu bewegen. Die jeweilige Versuchsfliege ist - wie in den zuvor beschriebenen Versuchen - an beide Musterzylinder angekoppelt. Misst man den reziproken Wert $1/\sigma$ der Halbwertsbreite der Segmentfixation als Funktion des mittleren Positions- $\overline{\delta\psi} = \overline{\psi_1(t) - \psi_2(t)}$ bzw. Geschwindigkeits-Fehlers $\overline{\dot{\delta\psi}} = \overline{\dot{\psi}_1(t) - \dot{\psi}_2(t)}$ zwischen Vordergrund- und Hintergrund-Zylinder, so ergibt sich der in Abb. 21 dargestellte Verlauf. Unter den gewählten Objekt- und Muster-Bedingungen tritt eine Detektion und Fixation des Segments schon bei einem mittleren Positions-Fehler von

---

* Es wurden auch Versuche im Frequenzbereich bis 5 Hz unternommen, die prinzipiell zu den gleichen Ergebnissen führen.

etwa $0{,}3^{\circ}$, entsprechend einem mittleren Geschwindigkeits-Fehler von 27°/sec, auf. Mit wachsendem Positions- bzw. Geschwindigkeits-Fehler verbessert sich die Fixationsgüte - ausgedrückt durch $1/\sigma$, erreicht ein Maximum und fällt mit weiter ansteigendem Fehler wieder auf null ab. Mittlerer Positions-Fehler $\overline{\delta\psi}$ und mittlerer Geschwindigkeits-Fehler $\overline{\dot{\delta\psi}}$ sind linear aufeinander bezogen, was auch aus Abb. 22 hervorgeht. Dementsprechend ist auch die zweite Abszissenskala in Abb. 21, auf der die entsprechenden $\overline{\dot{\delta\psi}}$-Werte abgetragen sind, linear.

Die Beobachtung, dass die Fixationsgüte $1/\sigma$ mit zunehmendem Positions- bzw. Geschwindigkeits-Fehler ein Maximum durchläuft, findet eine einfache Erklärung: Positions- und Geschwindigkeits-Fehler zwischen Vorder- und Hintergrund sind offenbar notwendige Voraussetzungen für eine Detektion und Fixation des Objektes vor dem Muster-Hintergrund. Die Ausprägung dieses Effektes wird verbessert, wenn die Fehler zunehmen. Dem wirkt jedoch ein zweiter Effekt entgegen, der die Fixationsgüte verschlechtert. Lässt man ein Streifensegment vor einem kontrastlosen Hintergrund von einer Versuchsfliege fixieren und addiert in den Eingang der Motorsteuerung eine Rauschspannung mittlerer Amplitude $\bar{n}$, so verbreitert sich die Halbwertsbreite σ der Fixation entsprechend der Beziehung

(12) $$\sigma = \sqrt{\sigma_o^2 + \bar{n}^2}$$

(Poggio und Reichardt, 1973a). Hierin bezeichnet σ_o die Halbwertsbreite der Fixation ohne zusätzliche Rauschspannung. Zur Veranschaulichung dieses Einflusses sind in Abb. 23 zwei Messreihen von ein und derselben Versuchsfliege aufgezeichnet. Die offenen Punkte bezeichnen den Verlauf von $1/\sigma$ bei Segment-Fixation vor kontrastlosem Hintergrund als Funktion der mittleren Rauschspannung $\bar{n}$; sie entsprechen der Beziehung nach Gl. (12). Die vollen Punkte charakterisieren $1/\sigma$ Werte als Funktion von $\bar{n}$, wenn sich das Segment vor dem Hintergrund eines statistischen Kontrastmusters befindet. Auch aus diesem Verlauf ist deutlich zu erkennen, wie die Fixationsgüte zunächst ansteigt und nach Durchlaufen eines Maximums wieder abfällt. Die mittlere Amplitude $\bar{n}$ der Rauschspannung, über der $1/\sigma$ in Abb. 23 abgetragen ist, bewirkt einen zu ihr proportionalen Positions- bzw. Geschwindigkeits-Fehler zwischen Vorder- und Hintergrund.

Die Segment-Fixation vor dem statistischen Muster gleichen Kontrasts wurde in Abb. 21 als Funktion des relativen Positions- bzw. Geschwindigkeits-Fehlers aufgetragen. Es bleibt jetzt noch zu ermitteln, bei welchem Kohärenzgrad zwischen Vorder- und Hintergrund Segment-Fixation beobachtet werden kann. Hierzu stellen wir den Zusammenhang zwischen dem mittleren relativen Positions-Fehler $\overline{\delta\psi}$ und dem Kohärenzmass ρ - entsprechend Gl. (11) - her. Ermittelt man während des Experiments die Positions-Histogramme von $\psi_1(t)$ und $\psi_2(t)$ und das Differenz-Positions-Histogramm von $\psi_1(t) - \psi_2(t)$, so lässt sich ρ aus ihnen berechnen. Für die Quadrate der

Halbwertsbreiten σ_1, σ_2 der Histogramme von $\psi_1(t)$ und $\psi_2(t)$ gilt

(13A) $$\sigma_1^2 = \overline{(\psi_1 - \overline{\psi_1})^2} \quad , \quad \sigma_2^2 = \overline{(\psi_2 - \overline{\psi_2})^2}$$

und für das Quadrat der Halbwertsbreite σ_{12} des Histogramms der Differenz $\psi_1(t) - \psi_2(t)$ entsprechend

(13B) $$\sigma_{12}^2 = \overline{\left[(\psi_1-\overline{\psi_1}) - (\psi_2-\overline{\psi_2})\right]^2} = \overline{(\psi_1-\overline{\psi_1})^2} + \overline{(\psi_2-\overline{\psi_2})^2}$$

$$- \overline{2(\psi_1-\overline{\psi_1})(\psi_2-\overline{\psi_2})}$$

In Verbindung mit Gl. (13A) erhält man damit für

(13C) $$\overline{(\psi_1-\overline{\psi_1})(\psi_2-\overline{\psi_2})} = \frac{1}{2}\left[\sigma_1^2 + \sigma_2^2 - \sigma_{12}^2\right]$$

und entsprechend Gl. (11) für

(13D) $$\rho = \cos\delta = \frac{1}{2}\,\frac{\sigma_1^2 + \sigma_2^2 - \sigma_{12}^2}{\sigma_1 \cdot \sigma_2}$$

In Abb 24 ist die Güte $1/\sigma$ der Segment Fixation vor dem statistischen Muster gleichen Kontrasts als Funktion von ρ aufgetragen. Man erkennt, dass eine messbare Fixation des Streifensegments vor dem Hintergrund bei einem Wert von $\rho = 0{,}85$ beobachtet wird. Die Abweichung von der Kohärenz $\rho = 1$ beträgt also $1 - \rho = 0{,}15$. Dem entspricht ein Winkel zwischen den Funktionsvektoren $\vec{\psi}_1$ und $\vec{\psi}_2$ von $\delta = 31{,}8^{\circ}$. $1/\sigma$ in Abb. 24 erreicht bei $\rho \approx 0{,}7$ Werte, die denen der Fixation des Segments ohne Kontrasthintergrund entsprechen.

Die Detektion und die Flugorientierung gegenüber einem bewegten Objekt vor kontrastiertem Hintergrund wurde auch im offenen Regelkreis studiert. Natürlich kann eine fixiert fliegende Versuchsfliege unter diesen Bedingungen nicht fixieren; man kann jedoch prüfen, ob ein vor einem kontrastierten Hintergrund bewegtes Objekt ein Flugdrehmoment auslöst, das bei geschlossenem Regelkreis zu einem Fixations-Verhalten führen würde.

Die Experimente wurden so durchgeführt, wie im Prinzip aus dem Signalflussdiagramm nach Abb. 9 hervorgeht. Das Streifensegment, das vom inneren, durchsichtigen Panorama-Zylinder getragen wird, wurde um die Winkelpositionen $\overline{\psi_1} = \pm 30^\circ$ mittels der Ausgangsspannung $N_1(t)$ eines Rauschgenerators (Amplituden-Verteilung gaussisch; Bandbreite 0-15 Hz) bewegt. Die Positionsverlagerung gegenüber $\overline{\psi_1}$ verläuft proportional zu N_1 und betrug maximal $\pm 5^\circ$. Der äussere Panorama-Zylinder, der das aus statistisch verteilten Kontrastelementen bestehende Muster trägt, wurde um eine mittlere Position $\overline{\psi_2}$ proportional zu einer Spannung $(a_1 N_1(t) + a_2 N_2(t))$ bewegt. Die maximale Positions-Verlagerung gegenüber der mittleren Position $\overline{\psi_2}$ betrug auch in diesem Fall $\pm 5^\circ$. $N_2(t)$ wurde dem Ausgang eines zweiten, unabhängigen Rauschgenerators entnommen; d.h. es ist $\overline{N_1(t) \cdot N_2(t)} = 0$. Amplitudenverteilung und Bandbreite von N_1 und N_2 stimmen miteinander überein, daher ist $\overline{N_1(t)^2} = \overline{N_2(t)^2}$. Die Koeffizienten a_1 und a_2 liessen sich ändern, aber nur so, dass die Bedingung $a_1^2 + a_2^2 = 1$ erfüllt bleibt. Sind z.B.

$a_1 = 1$ und $a_2 = 0$, so werden Vordergrund und Hintergrund synchron bewegt (Kohärenz), wenn dagegen $a_1 = 0$, und $a_2 = 1$, so ist die Synchronisation gänzlich aufgehoben. Für alle Zwischenwerte von a_1 und a_2, die auf dem Kreis $a_1^2 + a_2^2 = 1$ liegen, besteht daher Teilkohärenz. Für den Kohärenzgrad ρ ergibt sich entsprechend Gl. (11) in diesem Fall

$$(14) \quad \rho = \cos\delta = \frac{\overline{N_1(t)\left[a_1N_1(t) + a_2N_2(t)\right]}}{\sqrt{\overline{N_1^2(t)}}\ \sqrt{\overline{\left[a_1N_1(t) + a_2N_2(t)\right]^2}}} = a_1 \ ,$$

da $\overline{N_1(t)\cdot N_2(t)} = 0$, $\overline{N_1^2(t)} = \overline{N_2^2(t)}$ und $a_1^2 + a_2^2 = 1$.

ρ wird also direkt durch a_1 festgelegt. Nun wurde schon zu Beginn dieses Kapitels darauf hingewiesen, dass durch die Getriebe beider Servomotoren ein unvermeidlicher Synchronisationsfehler zwischen den Positionen beider Panorama-Zylinder hervorgerufen wird, selbst wenn diese unter Kohärenzbedingungen, also mit $\rho = a_1 = 1$, betrieben werden. Dieser Fehler wurde experimentell ermittelt und beträgt, wie schon vorher mitgeteilt, $\Delta\delta = 8{,}89^\circ$. Er wurde bei allen folgenden Messungen berücksichtigt. Für ein gewähltes a_1 erhält man daher nicht $\rho = \cos\delta$, sondern $\rho = \cos(\delta + \Delta\delta)$. Gemessen wurden Histogramme von Flugdrehmomenten bei geöffnetem Regelkreis und zwar jeweils für die mittleren Segmentpositionen $\pm 30^\circ$; Parameter des Versuchs ist der Kohärenzgrad ρ zwischen den Positions-Verläufen von Vordergrund (Streifensegment) und Hintergrund (Kontrastmuster).

Die Abb. 25 zeigt das Messergebnis, das mit einer repräsentativen Versuchsfliege gewonnen wurde. Jeweils übereinander aufgetragen wurden Flugdrehmomenten-Histogramme bei gleichem Kohärenzgrad ρ zwischen Vordergrund und Hintergrund; jedes Paar bezieht sich auf einen bestimmten ρ-Wert. Wie auch aus den Einschaltfiguren ersichtlich, wurden die oberen Histogramme bei einer mittleren Segmentposition von $+30^{\circ}$, die unteren bei einer solchen von -30° gewonnen. Eine Auswertung der Verteilungsschwerpunkte, die in der Abbildung angedeutet sind, sowie ihrer Halbwertsbreiten erfolgte an Hand der - nicht dargestellten - Verteilungsintegrale. Die Einzelheiten der Auswertung der in Abb. 25 enthaltenen Ergebnisse sind in Tabelle III dargestellt. Wie man aus der Tabelle ersieht, lässt sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Verteilungsschwerpunkten feststellen, wenn die Teilkohärenz einen Wert ρ erreicht hat, der zwischen 0,822 und 0,698 liegt. Dieses Ergebnis und Messungen an weiteren Versuchsfliegen führen zu der Aussage, dass ein mittlerer Wert von $\rho = 0{,}76$ und dementsprechend von $\delta^{*} = \delta + \Delta\delta \approx 53^{\circ}$ ausreicht, um unter den hier gewählten Versuchsbedingungen eine Detektion des Streifensegments zu gewährleisten. Vergleicht man diesen Wert mit dem Ergebnis des entsprechenden Versuchs (siehe Abb. 24) im geschlossenen Regelkreis, so sieht man, dass die Segmentfixation bei einem Wert von $\rho \approx 0{,}8$ beobachtet wird. Es ist nicht zu erwarten, dass sich unter den Bedingungen des offenen Regelkreises eine

höhere Empfindlichkeit für das Auftreten des Effektes als unter denen des geschlossenen Regelkreises ergeben könnte. Vergleicht man noch in Tabelle III die Werte für "1/2 Differenz der Verteilungs-Schwerpunkte und Mittelwertsfehler" miteinander, so fällt auf, dass sich bei einer Teilkohärenz von $\rho < 0{,}296$ wieder Reaktionen einstellen die in ihrer Stärke denen entsprechen, die man erhält, wenn sich das Streifensegment vor einem kontrastlosen (weissen) Hintergrund bewegt. Da das Streifensegment und das Muster des Hintergrunds für die Versuchsfliegen etwa von gleicher Kontraststärke sind, folgt auch aus dieser Beobachtung, dass die Teilkohärenz der Bewegungen zwischen Vordergrund und Hintergrund ganz offensichtlich ein Parameter ist, von dem die Detektion und Fixation eines sich vor einem Hintergrund bewegenden Objektes abhängt.

In diesem Zusammenhang war ferner von Interesse zu prüfen, ob sich eine signifikante Reaktion unter den Bedingungen des offenen Regelkreises beobachten lässt, wenn das Segment vor einem feststehenden Hintergrund bewegt oder aber das Segment feststeht und der Hintergrund bewegt wird. Aus einer Versuchsserie lässt sich entnehmen, dass signifikante Reaktionen nur dann beobachtet werden, wenn sich das Segment vor dem feststehenden Hintergrund bewegt. Ein repräsentatives Beispiel ist in Abb. 26 dargestellt.

3.6 Flugorientierung gegenüber einem bewegten Objekt hohen Kontrastes vor kontrastiertem Hintergrund (Objekt-Tracking vor einem Hintergrund)

Im letzten Kapitel wurde nachgewiesen, dass die Detektion eines Objektes vor einem Kontrastmuster wesentlich von dessen Relativbewegung gegenüber dem Hintergrund abhängt. Dies ist die Voraussetzung für das Objekt-Tracking vor kontrastiertem Hintergrund, das in diesem Kapitel unter der Bedingung konstanter Objektgeschwindigkeiten untersucht werden soll. Damit nehmen wir die Thematik der Kapitel 3.3 und 3.4 wieder auf.

Als Versuchsobjekt diente wieder ein 5^{o} breiter, schwarzer, vertikal orientierter Streifen, der auf dem inneren (durchsichtigen) Zylinder angebracht war. Der äussere Zylinder trug die in Kapitel 3.4 beschriebenen 360^{o}-Muster unterschiedlichen Kontrastes, die aus statistisch verteilten Kontrastelementen bestehen.

Wie schon in Kapitel 3.3 ausgeführt, kann dem Motor, der den inneren Zylinder antreibt, eine zusätzliche (zeitlich konstante) Eingangsspannung V zugeführt werden, mit der sich konstante Winkelgeschwindigkeiten ω des Objektes einstellen lassen. Die Versuchsfliegen sind in diesen Experimenten an beide Servomotoren gekoppelt (closed-loop Bedingungen).

In Kapitel 3.3 konnte auch gezeigt werden, dass sich die phänomenologische Theorie für die Ein- und Mehr-Streifen

Fixation auch auf das stationäre Tracking eines Objektes vor weissem Hintergrund anwenden lässt. Daher liegt es nahe zu versuchen, die experimentellen Ergebnisse dieses Kapitels theoretisch vorauszusagen und zwar unter der Annahme, dass sich die Flugdrehmomente additiv zusammensetzen aus:

a) den Momenten, die für die Objektfixation verantwortlich sind und
b) den Momenten, die durch die Relativbewegung zwischen der Testfliege und dem Hintergrund ausgelöst werden.

Bezeichnen wir mit $\psi_1(t)$ die Position des Streifens im inneren Zylinder und mit $\psi_2(t)$ einen Winkelaufpunkt im äusseren Zylinder, so folgt aus Gl. (8) für die Bewegungsgleichungen der Zwei-Zylinder Anordnung

$$(15)\quad \Theta\ddot{\psi}_1(t) + k\psi_1(t) = N(t) - R(\psi_1,\dot{\psi}_1) - R(\psi_2,\dot{\psi}_2) \pm k\omega$$

$$\Theta\ddot{\psi}_2(t) + k\dot{\psi}_2(t) = N(t) - R(\psi_1,\dot{\psi}_1) - R(\psi_2,\dot{\psi}_2) \quad , \text{ wobei } \omega = \frac{V}{k}$$

Wenn die Zusatzspannung V zum inneren Motoreingang zeitlich konstant gehalten wird, also ω = const., dann gilt in der Nähe des Fixations-Gleichgewichts die Näherung

$$(16)\qquad R(\psi_1,\dot{\psi}_1) \approx \alpha\,\psi_1(t) + r_1\,\dot{\psi}_1(t) \quad \text{und}$$

$$R(\psi_2,\dot{\psi}_2) \approx r_2\,\dot{\psi}_2(t) \quad ,$$

da der äussere Zylinder aufgrund seiner homogenen, statistischen Struktur nicht fixiert wird. Gl. (15) vereinfacht

sich daher zu

$$(17)\quad \Theta\ddot{\psi}_1(t) + k\,\dot{\psi}_1(t) = N(t) - \alpha\,\psi_1(t) - r_1\,\dot{\psi}_1(t) - r_2\,\dot{\psi}_2(t) \pm k\,\omega$$

$$\Theta\ddot{\psi}_2(t) + k\,\dot{\psi}_2(t) = N(t) - \alpha\,\psi_1(t) - r_1\,\dot{\psi}_1(t) - r_2\,\dot{\psi}_2(t)$$

Ist die stationäre Phase des Objekt-Trackings erreicht, so gilt im zeitlichen Mittel

$$\overline{N(t)} = \overline{\ddot{\psi}_1(t)} = \overline{\ddot{\psi}_2(t)} = \overline{\dot{\psi}_1(t)} = 0 \quad \text{und} \quad \overline{\dot{\psi}_2(t)} = \mp\,\omega.$$

Die letzte Beziehung ergibt sich aus der Tatsache, dass beim stationären Objekt-Tracking die Fliege dem mit $\pm\,\omega$ bewegten Objekt mit gleicher Winkelgeschwindigkeit ω folgt, sodass in den Koordinaten des Versuchs der Hintergrund sich mit $\mp\,\omega$ gegenüber der Fliege bewegt. Damit folgt aus Gl. (17)

$$(18)\quad \begin{aligned} \alpha\,\overline{\psi_1(t)} \pm r_2\,\omega &= \pm\,k\,\omega \\ \alpha\,\overline{\psi_1(t)} \pm (k + r_2)\,\omega &= 0 \end{aligned}$$

mit der Lösung für $\overline{\psi_1} = \psi_{1tr}$

$$(19)\quad \psi_{1tr} = \pm\,\frac{k}{\alpha}\,(1 + \frac{r_2}{k})\,\omega$$

Gl. (19) besagt, dass der Winkel ψ_{1tr} zwischen der Flugrichtung und der Position des Streifens proportional zu ω wächst, wobei die Proportionalitäts-Konstante durch $\pm\,\frac{k}{\alpha}\,(1 + \frac{r_2}{k})$ gegeben ist. Da beim Objekt-Tracking vor weissem Hintergrund - entsprechend Gl. (10) - die Proportionlitätskonstante $\frac{k}{\alpha}$

beträgt (Fall $r_2 = 0$), ist der Faktor $(1 + \frac{r_2}{k})$ allein dem Einfluss des Hintergrundes zuzuschreiben. Bezeichnen wir nun mit $\bar{\psi}_{1OH}$ die Winkelverlagerung beim stationären Tracking ohne Hintergrund und mit $\bar{\psi}_{1MH}$ die Verlagerung mit Hintergrund, so lässt sich - für konstantes ω - für Gl. (19) auch schreiben

$$\bar{\psi}_{1MH} = \bar{\psi}_{1OH}(1 + \frac{r_2}{k}) \tag{20}$$

Die Aussage der linearen phänomenologischen Theorie ist also, dass eine Bewegung des Hintergrunds mit konstanter Geschwindigkeit eine Vergrösserung des Winkels zwischen der Flugrichtung und der Streifenposition um den Faktor $(1 + \frac{r_2}{k})$ bewirkt.

Für eine experimentelle Prüfung der Theorie reichen Messungen von $\bar{\psi}_{1OH}$ und $\bar{\psi}_{1MH}$ jedoch nicht aus, da auch der Parameter r_2 bestimmt werden muss. Es ist daher eine weitere Beziehung notwendig, die im Zusammenhang mit Gl. (20) sowohl die Bestimmung von r_2, als auch die Überprüfung der Struktur von Gl. (20) erlaubt. Eine solche Beziehung lässt sich leicht angeben, wenn man den experimentell realisierbaren Fall einbezieht, dass der innere Panorama-Zylinder wie bisher, der äussere jedoch mit "falschem" Vorzeichen an das Drehmoment der Versuchsfliege angekoppelt wird. Die Umkehrung der Ankoppelung des äusseren Zylinders bewirkt einen Vorzeichenwechsel von k in der zweiten Gleichung von Gl. (17). Dieser Vorzeichenwechsel äussert sich sowohl in Gl. (18) als auch

in Gl. (19), die nunmehr lautet

(21A) $$\psi_{1tr} = \pm \frac{k}{\alpha} \left(1 - \frac{r_2}{k}\right) \omega \qquad \text{bzw.}$$

(21B) $$\bar{\psi}^{(-1)}_{1MH} = \bar{\psi}_{1OH} \left(1 - \frac{r_2}{k}\right)$$

wobei die Indizierung (-1) auf die Ankoppelungs-Umkehr hinweist. Kombiniert man Gl. (20) und (21B) so ergibt sich schliesslich

(22) $$\bar{\psi}^{(-1)}_{1MH} = 2\,\bar{\psi}_{1OH} - \bar{\psi}_{1MH}$$

In einer Reihe von Untersuchungen wurde die Voraussage der Theorie für den Fall normaler und invertierter Kopplung unter der Bedingung stationären Trackings untersucht. Die Abbildungen 27, 28, 29 zeigen drei Messungen an je einer repräsentativen Versuchsfliege, die mit den Hintergrund-Kontrasten von m = 22%, 55% und 86% ausgeführt wurden. Zunächst wurde, wie schon in Kapitel 3.3, die Verlagerung des Streifens vor weissem Hintergrund als Funktion der Zusatzspannung $V = k\,\omega$ bestimmt. Diese Messung wurde anschliessend mit dem jeweiligen Kontrast-Hintergrund wiederholt. Aus den Abbildungen ersieht man, dass die Voraussage der Theorie qualitativ erfüllt ist: Die Abhängigkeit des Winkels zwischen der Flugrichtung und der mittleren Streifenposition von der Zusatzspannung V ist offensichtlich wieder linear, sie verläuft jedoch wesentlich steiler als die, die man ohne Hintergrund erhält. Bestimmt man nun aus den Messdaten $\bar{\psi}_{1OH}$, $\bar{\psi}_{1MH}$ entsprechend Gl. (20) den Hintergrund-Kontrast abhängigen Koeffizienten r_2 und geht mit den jeweiligen Werten (r_2, $\bar{\psi}_{1OH}$) in Gl. (21B) ein, so lässt sich mit Hilfe der bei normaler Kopplung aufgenommenen Messwerte eine Voraussage auf das

Ergebnis der Messungen mit invertierter Ankoppelung des äusseren Panorama-Zylinders gewinnen. Diese Voraussage wurde bei den drei verschiedenen Kontrasten geprüft und bestätigt.

Damit ist nachgewiesen, dass die Anwendung der phänomenologischen Theorie auf das Objekt-Tracking vor kontrastiertem Hintergrund zulässig ist. Die am Anfang dieses Kapitels formulierten Annahmen (Additionstheorem für Flugdrehmomente) befinden sich daher nicht im Widerspruch mit den experimentellen Befunden. Es sei aber an dieser Stelle ausdrücklich drauf hingewiesen, dass sich diese Anwendung der phänomenologischen Theorie auf den Fall des stationären Objekt-Trackings beschränkt.

Abschliessend wurden in weiteren Versuchen Mittelwerte von r_2 als Funktion des Hintergrund-Kontrastes ermittelt. Das Ergebnis von je 5 Messungen ist in Tabelle IV enthalten und in Abb. 30 dargestellt. Auffallend ist die starke Kontrastabhängigkeit von r_2 in der Umgebung von $m = 30\%$. Ein signifikanter Unterschied zwischen Mittelwerten, die im Bereich von 50% bis 100% gewonnen wurden, konnte nicht festgestellt werden.

3.7 Flugorientierung gegenüber einem instationär (beschleunigt) bewegten Objekt

In den vorangehenden Kapiteln dieser Arbeit wurde die spontane Detektion und Fixation eines mit konstanter Geschwindigkeit bewegten Objekts unter quasistationären Bewegungs-Bedingungen untersucht (stationäres Tracking). Diese Einschränkung wird jetzt aufgehoben. In den nachstehend beschriebenen Experimenten wurde das Objekt vor einem weissen Hintergrund sinusförmig mit verschiedenen Frequenzen und Winkelamplituden bewegt und das Objekt-Tracking der Versuchsfliege unter diesen Bedingungen gemessen. An Hand der experimentellen Ergebnisse wird geprüft, ob sich die unter quasistationären Bedingungen entwickelte phänomenologische Theorie auch auf dynamische Fälle anwenden lässt.

Als Reizmuster diente wieder ein schwarzer, 5^{o} breiter, vertikal orientierter Streifen, der auf dem inneren Zylinder angebracht war; der äussere Zylinder wurde entfernt. Während der Experimente war die Versuchsfliege über den einen Kanal der Motorsteuerung an das den Streifen tragende Panorama angekoppelt. Dem Eingang dieser Motorsteuerung wurde eine zusätzliche Spannung $V = A \sin \omega t$ hinzuaddiert. Das mit dem inneren Zylinder mechanisch gekoppelte Ringpotentiometer diente wie bisher dazu die Streifenposition ψ_1 als Funktion der Zeit zu messen.

Erste Vorversuche ergaben, dass die Versuchsfliegen dem sinusförmig bewegten Streifen bis zu Frequenzen von

etwa 3 Hz gut folgen können. Die Registrierungen der Streifenposition $\psi_1(t)$ (siehe methodischer Teil) weisen einen sinusförmigen Verlauf gleicher Frequenz auf, dessen Amplitude B und Phase φ_1 frequenzabhängig sind. Da es bei kleinen Werten von A und ω nahezu unmöglich ist B und φ_1 aus den Registrierungen mit der erforderlichen Genauigkeit herauszulesen (zu ungünstigen Signal- zu Rauschverhältnis), wurde ψ_1 integriert, sodass man anstelle von $B(\omega)\sin(\omega t-\varphi_1)$ erhält $-\frac{B}{\omega}\cos(\omega t-\varphi_1) = C(\omega)\sin(\omega t-\varphi_1-\frac{\pi}{2})$. Besonders für kleine ω-Werte lassen sich aus diesen Registrierungen C und φ_1 und damit B ermitteln, da ω bekannt ist. Das integrierte Positions-Signal lässt sich leicht in der Weise gewinnen, dass man dem Eingang der zweiten Motorsteuerung, die normalerweise das äussere Panorama antreibt, das von der Fliege generierte Drehmomenten-Signal zuführt (nach Durchlaufen der Θ, k-Simulations-Stufe). Dessen Registrierung erfolgt dann über die Ringpotentiometer-Spannung $\psi_2(t)$.

In Abb. 31 sind einige synchrone Registrierungen von $A\sin\omega t$, $\psi_1 = B(\omega)\sin(\omega t-\varphi_1(\omega))$ und $\psi_2 = C(\omega)\sin(\omega t-\varphi_1(\omega)-\frac{\pi}{2})$ wiedergegeben und zwar sowohl für verschiedene Kreisfrequenzen $\omega = 2\pi f$ als auch für verschiedene Amplituden A. Messungen dieser Art ergaben in allen Fällen, dass eine Variation von A das Verhältnis $|B|/A$ und die Phase φ_1 nicht merklich ändert; eine Beobachtung, die man bei einem linearen Übertragungssystem erwarten muss. Allerdings darf A und dementsprechend B einen gewissen Wert nicht überschreiten.

Bei sehr tiefen Frequenzen, also z.B. 0,01 Hz, liegen annähernd die Verhältnisse des stationären Trackings vor und die relative Amplitude der Streifenbewegung ist gegeben durch $|B|/A \sim \frac{1}{\alpha}$; hier beträgt - wie wir wissen - der Maximalwert der Streifenamplitude B etwa $\pm 20^{\circ}$. B_{max} nimmt zu, wenn die Frequenz erhöht wird und erreicht bei 1 Hz Werte von annähernd $\pm 100^{\circ}$, was einer mittleren Streifengeschwindigkeit von 400°/sec entspricht. Bei noch höheren Frequenzen nimmt B_{max} ab, aber die Streifengeschwindigkeiten erreichen bei z.B. 2,5 Hz Werte von etwa 500°/sec.

In Abb. 32 sind die Amplituden- und Phasen-Frequenzgänge für eine repräsentative Fliege, die innerhalb des linearen Bereichs gemessen wurde, aufgetragen. Wie man aus den Diagrammen ersieht, nimmt der Amplituden-Frequenzgang $|B|/A$ von 0,01 bis 0,1 Hz nur unwesentlich zu; er erreicht ein Maximum bei etwa 1 Hz und fällt darüber hinaus ab. Im Phasen-Frequenzgang φ_1 beobachtet man nachlaufende Phasenwerte, die oberhalb von etwa 0,5 Hz beträchtlich zunehmen und bei 3 Hz annähernd 70° betragen.

Versucht man den Amplituden- und Phasen-Frequenzgang entsprechend Abb. 32 mit der quasistationären, linearisierten phänomenologischen Theorie zu beschreiben, so ergibt sich, wenn man die periodische Streifenbewegung komplex einführt, folgender Ansatz

$$(23) \quad \Theta \ddot{\psi}_1(t) + k \dot{\psi}_1(t) = N(t) - \alpha \psi_1(t) - r_1 \dot{\psi}_1(t) + A e^{i \omega t}$$

Vernachlässigt man den Beschleunigungsterm $\ddot{\psi}_1$, der nur einen

unwesentlichen Beitrag liefern kann, und den nullsymmetrischen Fluktuationsterm N(t), so folgt aus Gl. (23) die vereinfachte Form

$$(24) \qquad (k + r_1)\,\dot{\psi}_1(t) + \alpha\,\psi_1(t) = A\,e^{i\omega t} \quad \text{mit } \omega = 2\pi f$$

Da diese Gleichung linear ist, muss die stationäre Lösung von der Form

$$(25A) \qquad \psi_1(t) = B\,e^{i\omega t} = |B|e^{i\varphi_1}\cdot e^{i\omega t}$$

sein. Für $|B|$ und φ_1 ergeben sich nach einfacher Zwischenrechnung

$$(25B) \qquad \frac{|B|}{A} = \frac{1}{\sqrt{\alpha^2 + \omega^2 k^2 (1 + \frac{r_1}{k})^2}}$$

$$(25C) \qquad \operatorname{tg}\varphi_1 = \frac{-\omega(1 + \frac{r_1}{k})}{\frac{\alpha}{k}}$$

Der numerische Wert von k in Gl. (25) ist durch die Kopplung festgelegt, der Wert von α aus Messungen bei sehr kleinen Frequenzen bestimmbar ($\frac{1}{\alpha} \sim \frac{|B|}{A}$). Damit reduziert sich die mögliche Anpassung von Gl. (25) auf eine geeignete Wahl des Parameters r_1, der nur positive Werte einschliesslich null annehmen kann. In Abb. 33 wird gezeigt, wie die bestmögliche Anpassung an die Messwerte, die $r_1 = 0$ erfordert, verläuft. Aus den errechneten Daten ist klar ersichtlich, dass die Theorie in der vorliegenden Form oberhalb Frequenzen von f = 0,05 Hz verworfen werden muss, da sich weder im Amplituden- noch im Phasen-Frequenzgang eine hinreichend gute Übereinstimmung zwischen Theorie und Experiment erzielen lässt.

Das Versagen der unter quasistationären Bedingungen aufgestellten phänomenologischen Theorie bei Anwendung auf dieses Problem dynamischen Trackings mag folgende Ursachen haben: Bei konstanter Winkelgeschwindigkeit des Objekts (stationäres Tracking), wird der Streifen von der verfolgenden Fliege in einer festen ψ-Position gehalten, um die er in einem schmalen Winkelbereich fluktuiert. Damit liegen vergleichbare Bedingungen vor, wie sie bei normaler Fixation gegeben sind. Die von der Streifenbewegung induzierte Reaktion ist ein von ψ - abhängiges lokales Ereignis. Andere Verhältnisse liegen im dynamischen Fall vor, wenn der Streifen beschleunigt wird. Die induzierte Reaktion, die sagen wir in der Position ψ generiert wird, braucht eine gewisse Zeit, um ihre volle Stärke zu erreichen; inzwischen fluktuiert der Streifen aber um eine andere Position $\psi + \Delta\psi$. Es ist daher unter diesen Bedingungen zu vermuten, dass die zur Zeit t beobachtete induzierte Reaktion von der Vergangenheit $(t - \tau)$ mit beeinflusst wird und zwar umso mehr je grösser die Beschleunigungen sind, die bei der Bewegung des Streifens auftreten. Dieser Überlegung soll nun durch einen einfachen linearen Ansatz Rechnung getragen werden.

Es sei angenommen, dass die durch die Streifenbewegung lokal induzierten Reaktionsbeiträge eine lineare Filterstufe erster Ordnung mit der Zeitkonstanten τ durchlaufen bevor sie als Drehmoment das Verhalten beeinflussen. Das bedeutet, dass α und r_1 in Gl. (24) keine konstanten, sondern frequenzabhängige Übertragungsgrössen sind. Die Terme $\alpha\,\psi_1$ und

$r_1 \dot{\psi}_1$ würden unter dieser Annahme übergehen in Ausdrücke der Form

(26A) $$\alpha \psi_1 \rightarrow \int_{-\infty}^{t} \alpha(t-\xi)\ \psi_1(\xi)\,d\xi$$

(26B) $$r_1 \dot{\psi}_1 \rightarrow \int_{-\infty}^{t} r_1(t-\xi)\ \dot{\psi}_1(\xi)\,d\xi$$

mit den Impulsantworten

(27A) $$\alpha(t)_\delta = \frac{\alpha_o}{\tau} e^{-t/\tau}$$

(27B) $$r_1(t)_\delta = \frac{r_{o1}}{\tau} e^{-t/\tau}$$

die die neuen Konstanten α_o, r_{o1} und die gemeinsame Zeitkonstante τ enthalten. Entsprechend Gl. (24) lautet der vereinfachte Ansatz nunmehr

(28) $$k\,\dot{\psi}_1(t) + \int_{-\infty}^{t} \alpha(t-\xi)\,\psi_1(\xi)\,d\xi + \int_{-\infty}^{t} r_1(t-\xi)\,\dot{\psi}_1(\xi)\,d\xi = A\,e^{i\omega t}$$

Auch in diesem Fall sucht man die stationäre Lösung in der Form

(29A) $$\psi_1 = B\,e^{i\omega t} = |B|e^{i\varphi_1}\,e^{i\omega t}$$

und erhält für die Amplitude und Phase die nachstehend aufgeführten Ausdrücke

$$(29B) \qquad \frac{|B|}{A} = \frac{1 + \omega^2 \tau^2}{\sqrt{(\alpha_1 + r_{o1}\,\omega^2\,\tau)^2 + \omega^2 \left[r_{o1} - \alpha_o \tau + k(1+\omega^2\,\tau^2)\right]^2}}$$

$$(29C) \qquad \operatorname{tg} \varphi_1 = \frac{-\omega \left[r_{o1} - \alpha_o \tau + k(1+\omega^2\,\tau^2)\right]}{\alpha_o + \omega^2\, r_{o1} \cdot \tau}$$

mit $\omega = 2\pi f$. Gl. (29B) und Gl. (29C) gehen in Gl. (25B) und Gl. (25C) über, wenn man den Grenzübergang $\tau \to 0$ ausführt. Bestimmung des Parameters α_o erfolgt, wie bisher aus Messungen bei sehr tiefen Frequenzen, also unter Bedingungen des stationären Trackings. Die Parameter r_{o1} und τ lassen sich zum Beispiel bei $f = 1$ Hz aus dem experimentell gegebenen Amplituden- und Phasen-Frequenzgang ermitteln. Führt man eine solche Bestimmung durch, so ergibt sich mit den numerischen Werten von $\alpha = 4{,}54$, $r_{o1} = 1{,}6$ und $\tau = 0{,}55$ der in Abb. 34 dargestellte Kurvenverlauf, der das Messergebnis gut wiedergibt. Abb. 34 enthält Messdaten von einer repräsentativen Fliege; bei den hier nicht wiedergegebenen Messungen des Amplituden- und Phasen-Frequenzganges, die an anderen Versuchsfliegen vorgenommen wurden, konnten entsprechende Parameter-Bestimmungen durchgeführt und gute Ergebnisse erzielt werden. Dabei zeigte sich, dass die Parameter r_{o1} und τ in den Grenzen von 0,8 bis 1,6 bzw. 0,35 bis 0,55 variierten.

Die Übereinstimmung zwischen Experiment und Theorie nach Einführen dynamischer Eigenschaften in α und r_1 muss mit einer gewissen Vorsicht interpretiert werden, weil aus ihr auch nicht unmittelbar zu entnehmen ist, warum sich der lineare Tracking-Bereich bei wachsender Frequenz auf

grössere Amplituden von B erweitert. Darüber soll in der Diskussion noch eingehend gesprochen werden. Immerhin ist dieser theoretische Ansatz auch dadurch eingegrenzt, dass zunächst versucht wurde, die Messergebnisse durch Berücksichtigung einer Verzögerungszeit ϵ zwischen Reiz und induzierter Reaktion wiederzugeben und zwar ohne die Annahme dynamischer Eigenschaften für α und r_1. Es zeigte sich jedoch, dass keine Wertekombination von α, r_1 und ϵ auch nur annähernd zu einer Übereinstimmung zwischen Theorie und Experiment führt.

Abschliessend lässt sich an dieser Stelle sagen: Die Übereinstimmung zwischen dem Ergebnis des hier behandelten dynamischen Trackings und der durch die Frequenzabhängigkeit von α und r_1 erweiterten phänomenologischen Theorie weist darauf hin, dass die räumliche Integration der positionsabhängigen, induzierten Reaktionsbeiträge möglicherweise durch eine Zeitkonstante erfassbar ist. Der numerische Wert von $\tau \approx 0,5$ sec stimmt in etwa mit der Zeit überein, die nach stufenförmiger Bewegungsreizung vergeht, bis eine induzierte optomotorische Reaktion ihren stationären Wert nahezu erreicht hat.

4.0 Diskussion

Das wesentliche Ziel der vorliegenden Untersuchung ist eine Analyse des Flugverhaltens der Fliege Musca domestica gegenüber horizontal -quasistationär und instationär - bewegten Objekten (Objekt-Tracking).

In Kapitel 3.0, das sich mit der Fixation eines ruhenden schwarzen Streifens befasst, wurden noch einmal die wesentlichen Punkte der von Poggio und Reichardt (1973a) entwickelten phänomenologischen Theorie skizziert, soweit sie als Grundlage für eine Beschreibung des quasistationären Tracking-Verhaltens von Bedeutung sind. Es hat sich gezeigt, dass die unter quasistationären Bedingungen von einem bewegten Streifen induzierte Reaktion R in guter Näherung durch den Ausdruck

$$R(\psi,\dot{\psi}) \approx -D(\psi) + r(\psi)\dot{\psi} \tag{30}$$

wiedergegeben wird. Hierin stellen $D(\psi)$ den richtungsinsensitiven und $r(\psi)\dot{\psi}$ den richtungssensitiven Reaktionsanteil dar. Aufgrund dieser Eigenschaften sollte $D(\psi)$ - nicht dagegen $r(\psi)\dot{\psi}$ - auch von einem ruhenden Streifen, dessen Leuchtdichte sich zeitlich ändert (Flickerlicht), induziert werden können. Diese Voraussage konnte inzwischen eingehend geprüft und bestätigt werden, Pick (1974). Der zu einem Streifen korrespondierende Verlauf von $D(\psi)$ wurde in Kapitel 3.0 eingehend diskutiert. Inzwischen liegen entsprechende Messungen auch für $r(\psi)$ vor; aus ihnen ergibt sich, dass $r(\psi) \approx r_o$, also unabhängig

von ψ ist, Reichardt (1974). Dabei darf grundsätzlich nicht übersehen werden, dass sowohl $D(\psi)$ als auch $r(\psi)$ unter quasistationären Bedingungen gemessen wurden. Die Ergebnisse sind damit nicht von vornherein auf den Fall des dynamischen Trackings anwendbar, bei dem die mittlere Position des Streifens sich schnell ändert, sodass Quasistationärität nicht mehr gegeben ist.

In Kapitel 3.2 wurde der Versuch unternommen, den zeitlichen Verlauf der induzierten Reaktion $R(\psi,\dot{\psi})$ in zwei Komponenten zu zerlegen, wobei die eine Komponente durch progressive, die andere durch regressive Streifenbewegung erzeugt wird. Die Zerlegung gelingt bei Bewegungsamplituden von $\Delta\psi = \pm 10^{\circ}$, sie versagt jedoch bei Amplituden von $\Delta\psi = \pm 5^{\circ}$. Eine befriedigende Antwort auf die Frage, warum die Zerlegung bei kleinen Amplituden versagt, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht gegeben werden, da sie nicht tiefer auf eine Analyse der den Beobachtungen zugrunde liegenden zentralnervösen Mechanismen eingeht. Ein erster Hinweis für die Beantwortung dieser Frage dürfte jedoch darin zu sehen sein, dass mit kleiner werdendem Intervall der Prozentsatz der Rezeptoren, die in der Intervallberandung liegen, ansteigt. Sie machen ca. 40% im Intervall $\Delta\psi = \pm 5^{\circ}$ und nur noch 20% im Intervall $\Delta\psi = \pm 10^{\circ}$ aus.

Die Flugorientierung gegenüber einem mit konstanter Winkelgeschwindigkeit bewegten schwarzen Streifen vor weissem Hintergrund ist der einfachste Fall des Objekt-Trackings unter quasistationären Bedingungen. Dieser Fall wurde in Kapitel 3.3

besprochen, wobei sich zeigte, dass die aus der phänomenologischen Theorie folgenden Voraussagen experimentell erfüllt sind: Der Fixationsschwerpunkt ψ_{tr} verschiebt sich proportional zur Winkelgeschwindigkeit ω des Streifens und zwar gemäss der Steigung des linearen Teils der $D(\psi)$-Charakteristik in der Umgebung von $\psi = 0$. Dementsprechend ist die Proportionalitäts-Konstante durch $\frac{k}{\alpha}$ gegeben. Der Tracking-Bereich ist unter quasistationären Bedingungen auf $\pm 20^{\circ}$ bis $\pm 30^{\circ}$ eingeschränkt, je nachdem bei welcher Winkelabweichung von $\psi = 0$ Maximum und Minimum von $D(\psi)$ lokalisiert sind.

In diesem Zusammenhang muss man die Experimente von Land und Collett (1974) an frei fliegenden Fanniae canicularis betrachten, da sich aus einem Vergleich zwischen unserem und ihren Ergebnissen möglicherweise eine Antwort auf die Frage finden lässt: Inwieweit entsprechen die Bedingungen des fixierten Fluges den Bedingungen des freien Fluges? Land und Collett haben Filmaufnahmen von Verfolgungsflügen (eine Fliege wird von einer anderen verfolgt) ausgewertet und die Gesetzmässigkeiten des Trackings unter diesen - teilweise quasistationären, meist instationären - Bedingungen studiert. Dabei zeigte sich, dass auch unter den Bedingungen des freien Fluges der Trackingwinkel ψ_{tr} proportional zur relativen Winkelgeschwindigkeit ω zwischen führender und verfolgender Fliege ist. Die Proportionalitäts-Konstante beträgt bei Fannia 0,05 sec, während bei Musca im fixierten Flug $\frac{k}{\alpha} = 0{,}065$ sec gemessen wurde. Die gute Übereinstimmung der Ergebnisse in diesem wichtigen Punkt zeigt,

dass Tracking-Verhalten im fixierten Flug von Musca dem des freien Fluges von Fannia entspricht. Grosse Unterschiede zwischen Musca im fixierten Flug und Fannia im freien Flug werden jedoch hinsichtlich der Ausdehnung des Tracking-Bereiches beobachtet, während dieser in Musca bei quasi-stationärem Tracking maximal $\pm 30^{\circ}$ beträgt, finden Land und Collett bei Fannia im freien Flug Werte von maximal $\pm 130^{\circ}$. Dieser Unterschied dürfte nicht von prinzipieller Natur sein, da auch bei Musca - wie in Kapitel 3.7 gezeigt wird - der Tracking-Bereich unter dynamischen Bedingungen wesentlich grösser als $\pm 30^{\circ}$ ist. Hierüber wird noch im Zusammenhang mit Kapitel 3.7 zu sprechen sein.

Aus den Versuchen von Land und Collett (1974) lässt sich auch entnehmen, inwieweit die Bewegungsgleichung (3) für eine Beschreibung des Tracking-Verhaltens frei fliegender Fanniae verwendet werden kann. Hinsichtlich der linken Seite von Gl. (3), mit der die Flugdynamik approximiert wird, wurde dieser Vergleich von Land und Collett selbst durchgeführt, nicht dagegen für die rechte Seite der Bewegungsgleichung. Aus Verfolgungs-Flugkurven von Fannia folgern die Autoren, dass die Flugdynamik mit einer Zeitkonstante, die unter 20 msec liegt, hinreichend gut charakterisiert werden kann. Dieser Befund entspricht der linken Seite von Gl. (3) und damit der von Reichardt (1973) gewählten Simulation des freien Fluges von am Drehmomenten-Kompensator fixiert fliegenden Muscae. Da sich Musca und Fannia hinsichtlich Gewicht und Grösse in etwa entsprechen, liegt es nahe, auch die numerischen Werte der Zeitkonstanten miteinander zu vergleichen. $\frac{\Theta}{k}$, die die Flugdynamik

beherrschende Zeitkonstante liegt bei Musca zwischen 4 und ca. 12 msec, was in guter Übereinstimmung mit den Messungen an Fannia ist. Bei einer Betrachtung der rechten Seite der Bewegungsgleichung (3) müssen wir von der linearisierten Form nach Gl. (9) ausgehen, die streng nur unter quasistationären Bedingungen, d.h. für ω = const. gilt. Sie ist jedoch auch noch unter instationären Bedingungen, d.h. wenn ω eine Funktion der Zeit ist aber keine Frequenzkomponenten über maximal 0,05 Hz enthält, anwendbar. Da $\frac{\Theta}{k}$ sehr klein ist und N(t) klein, symmetrisch und schnell gegenüber ω(t), lässt sich Gl. (9) approximativ schreiben

$$(31) \qquad (k+r)\,\dot{\psi}(t) + \alpha\,\psi(t) = \pm\, k\omega(t)$$

Dies aber ist, wenn man von der vernachlässigbaren Verzögerung zwischen Reiz und Reaktion absieht, der Ansatz mit dem Land und Collett (1974) die gemessenen Verfolgungskurven von Fannia rekonstruieren konnten. Daraus folgt, dass das im fixierten Flug gemessene Tracking-Verhalten an Musca sich - in den hier diskutierten Punkten - nicht vom Tracking-Verhalten frei fliegender Fanniae unterscheidet und die phänomenologische Theorie der Objekt-Fixation zumindest auf das Tracking quasistationär bewegter Objekte anwendbar ist,wie Poggio und Reichardt (1973a) gezeigt haben.

In Kapitel 3.4 wurde quasistationäres Tracking gegenüber einem schwarzen Streifen untersucht, der Bestandteil eines statistischen 360° Kontrastmusters ist. Bei den gewählten Objekt- und Muster-Bedingungen wurde stets Fixation des Objekts beobachtet, es sei denn Objekt- und Hintergrund-Kontrast

waren miteinander vergleichbar. Auch der lineare Zusammenhang zwischen dem Tracking-Winkel ψ_{tr} und der konstanten Objekt-Muster-Geschwindigkeit ω bleibt erhalten, jedoch ändert sich - wie gezeigt wurde - die Steigung dieses Zusammenhangs und zwar in der Weise, dass einer abnehmenden Kontrastdifferenz zwischen Objekt und Hintergrund eine Abnahme von α , der Steigung der vom Objekt induzierten $D(\psi)$-Charakteristik, entspricht. Da der Tracking-Bereich jedoch auf $\pm 20^{\circ}$ beschränkt bleibt, heisst dies, dass die Tiefe des Potential-Profils in dem das Objekt "gefangen" ist, sich mit abnehmender Kontrastdifferenz abschwächt. Diese Beobachtung ist in Übereinstimmung mit Messungen von Poggio und Reichardt (1973a), die festgestellt haben, dass die Güte der Fixation eines Streifensegments abnimmt, wenn es in ein statistisches Kontrastmuster eingebettet wird. Eine erste Erklärung dieser Befunde bietet sich nach kürzlich abgeschlossenen Messungen an je zwei Streifen verschiedenen Winkelabstandes vor weissem Hintergrund an, Reichardt und Poggio (1975). Bestimmt man das von zwei Streifen, die sich im Abstand $\Delta\psi$ voneinander befinden, induzierte $D(\psi)$-Profil, so zeigt sich, dass dieses Profil nur dann durch Verschiebung und Superposition von Ein-Streifen Profilen gewonnen werden kann, wenn $\Delta\psi \geq 80^{\circ}$ ist. Das heisst, die Superposition der Effekte der einzelnen Streifen ist quantitativ auf den Bereich $80^{\circ} < \Delta\psi < 180^{\circ}$ beschränkt. Für kleinere $\Delta\psi$-Werte gilt die Superposition nur qualitativ. In diesem Bereich inhibieren sich die von den einzelnen Streifen hervorgerufenen Effekte wechselseitig und zwar in der Weise, dass die Potentialtiefe einer Ein-Streifen Charakteristik sich praktisch nicht unterscheidet

von der einer Zwei-Streifen Charakteristik, wenn $\Delta\psi$ klein ist. Daher ist es auf dieser Ebene der Analyse plausibel, dass das Kontrastmuster den Einfluss des in ihm eingebetteten Objekts (Streifens) reduziert. Die Stärke der Reduktion ist eine Funktion des Kontrastunterschieds zwischen Muster und Objekt.

Die Ergebnisse von Kapitel 3.4 wurden unter experimentellen Bedingungen gewonnen, bei denen Objekt und Kontrastmuster nicht nach Vordergrund und Hintergrund getrennt waren, während in den Kapiteln 3.5 und 3.6 nach den speziellen Voraussetzungen gesucht wurde, die einer Fliege die Unterscheidung zwischen Vordergrund (Objekt) und Hintergrund (statistisches 360° Muster) gleichen Kontrastes ermöglicht. Aus den Versuchsergebnissen der Kapitel 3.5 und 3.6 folgt, dass die Detektierbarkeit eines Objektes vor einem Hintergrund im Prinzip dann gegeben ist, wenn sich das Objekt gegenüber dem Hintergrund bewegt, wobei es gleichgültig ist, ob diese Bewegung gleichförmig oder ungleichförmig erfolgt. Bei stationär beleuchteter Umwelt (kein Flickerlicht!) stellt die Bewegung des Objekts vor dem Hintergrund die notwendige Voraussetzung für eine Objektdetektion dar, nicht dagegen jedoch die Bewegung des Hintergrundes gegenüber dem Objekt. Die quantitativen Details des Zusammenhangs zwischen dem Bewegungsvorgang und der Ausprägung des Effekts der Objekt-Detektion hängen von vielen Parametern ab, wie zum Beispiel: Objekt- und Muster-Ausdehnung, Objekt- und Muster-Struktur, Kontrastunterschied und vermutlich auch Bewegungsrichtung. In dieser Arbeit sollte zunächst nur der Effekt der Vorder- Hintergrund Trennung (Detektion des Objektes) sichergestellt werden. Er lässt sich aufgrund unserer derzeitigen Kenntnis von Wechselwirkungen im visuellen System der Fliege

auch so interpretieren, dass durch die Bewegung des Objektes gegenüber dem Musterhintergrund die wechselseitige Inhibition zwischen den entsprechenden nervösen Korrelaten reduziert bzw. sogar aufgehoben wird. Die gegenseitige Unabhängigkeit der von bewegtem Vordergrund und unbewegtem Hintergrund induzierten Partialreaktionen kommt besonders deutlich in den Versuchen des Kapitels 3.6 zum Ausdruck, deren Ergebnisse sich detailliert im Rahmen der hier angewandten phänomenologischen Theorie beschreiben lassen. Man erkennt dies unter anderem daran, dass die von dem bewegten Streifen induzierte $D(\psi)$-Charakteristik in der Umgebung des Nulldurchgangs eine Steigung α besitzt, die vom Hintergrund unabhängig ist.

Der Effekt der Objekt-Detektion vor kontrastiertem Hintergrund wurde - wie in Kapitel 3.5 geschildert - auch im open-loop Experiment nachgewiesen. Dies ist das primär wichtige Ergebnis, da es nicht aus der phänomenologischen Theorie abgeleitet werden kann. Jedoch erlaubt die Theorie die Ergebnisse der closed-loop Experimente vorauszusagen und im einzelnen zu beschreiben, wenn man die Beobachtungsergebnisse der open-loop Experimente in sie einführt. Die hier verwandte phänomenologische Theorie kann prinzipiell zu keinen Aussagen über Effekte führen, die auf spezifischen Wechselwirkungs-Prozessen basieren, da sich die phänomenologischen Grössen ψ und $\dot{\psi}$ nur mittelbar auf die Rezeptororganisation und die Wechselwirkungs-Prozesse im Zentralnervensystem der Fliege beziehen: Eine Analyse, die auf der mikroskopischen Ebene vorgenommen wird, muss diese Organisation jedoch schon im Ansatz

berücksichtigen. Dieser Schritt wurde von Poggio und Reichardt (1973b) unternommen und führte auf eine analytische Darstellung der möglichen Wechselwirkungs-Prozesse, die für den richtungssensitiven und richtungsinsensitiven Teil der Reaktion $R(\psi,\dot{\psi})$ verantwortlich sind; siehe in diesem Zusammenhang auch Pick (1974), Poggio (1974) und Geiger und Poggio (1975). Ohne auf die Ergebnisse dieser Analyse hier im einzelnen einzugehen, lässt sich sagen, dass der richtungssensitive Reaktionsanteil an Wechselwirkungs-Prozessen zweiter Ordnung gebunden ist, die ihre Daten von verschiedenen Rezeptoren des Auges beziehen, (Kreuzwechselwirkung). Der richtungsinsensitive Teil der Reaktion basiert dagegen zum Teil auf Wechselwirkungen von Daten, die von je einem Rezeptor aufgenommen werden (Selbstwechselwirkung), zum Teil jedoch auch auf Wechselwirkungen, die ihre Daten von verschiedenen Rezeptoren beziehen (Kreuzwechselwirkung). Bei der Ein-Streifen Fixation ist die Bildung der $D(\psi)$-Charakteristik und damit die Auswertung von Positionsinformation an die Selbstwechselwirkungsprozesse gebunden. Der Grad der Nichtlinearität ist in diesem Fall mindestens von der Ordnung zwei. Aus unveröffentlichten open-loop Messungen von Pick (1974) mit Flickerlicht und von Reichardt (1975) mit Objekt und Hintergrund, die gegeneinander periodisch mit verschiedenen Phasenlagen oder Frequenzen bewegt wurden, geht hervor, dass die Aufhebung der wechselseitigen Inhibition, die zu dem hier beschriebenen Phänomen der Objekt-Detektion führt, an Wechselwirkungs-Prozesse gebunden ist, die mindestens von der Ordnung vier sind. Nach dieser Vorstellung, die eine mögliche Erklärung darstellt, wird zunächst richtungsinsensitive Bewegungsinformation aus je

einer Kreuzwechselwirkung zweiter Ordnung in zwei voneinander getrennten Elementarbereichen des Auges gewonnen, die dann miteinander in Kreuzwechselwirkung zweiter Ordnung treten. Dieser Mechanismus, der in seiner elementaren Struktur an vier Rezeptoren gebunden ist, erklärt sowohl den hier beschriebenen Effekt als auch die quantitativen Messungen von Pick (1974) und Reichardt (1975). Bewegt sich der Hintergrund allein, so sind die von den beiden Rezeptorpaaren und den ersten Wechselwirkungsstufen errechneten Bewegungsinformationen korreliert, was von der zweiten Wechselwirkungsstufe gemessen und als Inhibitionsbeitrag bewertet wird. Bewegt sich dagegen ein Objekt vor dem Musterhintergrund, so liegen inbezug auf die Bewegungsinformationen Teil- oder sogar Nicht-Korrelationen vor, die zu einer Abschwächung des Inhibitionsbeitrages oder sogar zu seiner völligen Aufhebung führen können. Demnach würde die "Herauslösung" des bewegten Vordergrundes vom Hintergrund auf einer Korrelationsmessung von Bewegungsinformationen beruhen, die vom Vorder- und vom Hintergrund geliefert werden.

Inbezug auf die Ergebnisse der Kapitel 3.5 und 3.6 können elektrophysiologische Befunde von Palka (1969, 1972) und von Collett (1971, 1972) an Grillen, Heuschrecken und Motten von Bedeutung sein, da es beiden Autoren gelungen ist, von Einheiten (Interneurone des visuellen Systems) abzuleiten, die sich in mancher Beziehung ähnlich verhalten wie Musca im Orientierungsversuch unter Tracking-Bedingungen. So wurde z.B. auch hier beobachtet, dass der inhibitorische Einfluss eines komplexen Hintergrundes verschwindet, wenn ein Objekt vor diesem Hintergrund bewegt wird. Auch im visuellen System der Vertebraten sind entsprechende Einheiten beschrieben worden. So z.B. von

Burns, Gassanov und Webb (1972) an Katzen und von Bridgeman (1973) an Affen. Es erscheint zur Zeit jedoch verfrüht, einen quantitativen Vergleich zwischen den bisherigen Ergebnissen der Verhaltensversuche einerseits und den elektrophysiologischen Befunden andererseits durchzuführen, da die augenblickliche Kenntnis der Struktur und Funktion der verantwortlichen Wechselwirkungsprozesse noch nicht ausreichend ist.

Im letzten Kapitel 3.7 dieser Arbeit wurde das Verhalten von Musca unter quasistationären und instationären (dynamischen) Tracking-Bedingungen studiert. Als Objekt diente wieder ein schwarzer Streifen, der mit verschiedenen Amplituden und Frequenzen sinusförmig bewegt wurde; der Hintergrund war bei diesen Versuchen weiss und wie üblich homogen illuminiert. Aus den Ergebnissen dieses Kapitels ging hervor, dass man mit quasistationärem Tracking bis zu Frequenzen von Maximal $\pm 0{,}05$ Hz rechnen kann. Demgemäss entspricht der Tracking-Bereich von $\pm 20^{\circ}$, maximal $\pm 30^{\circ}$, der mit einem Streifen unter quasistationären Bedingungen bestimmten $D(\psi)$-Charakteristik. Innerhalb des Frequenzbereichs von 0-0,05 Hz ist daher die phänomenologische Theorie in ihrer bisherigen Form anwendbar. Das heisst aber, dass die Dynamik der Drehmomenten-Reaktion auch bei Frequenzen von 0,05 Hz und den hier gewählten Amplituden noch schnell gegenüber der Positionsveränderung des Streifens erfolgt. Erst bei höheren Frequenzen zeigte sich, dass man Amplituden- und Phasen-Frequenzgang nicht mehr aus der unter quasistationären Bedingungen formulierten Theorie ableiten kann, da zumindest die dynamischen Eigenschaften von α und r_1 mit ins Spiel kommen.

Überraschenderweise zeigte sich jedoch, dass wenn man die Dynamik von α und r_1 mit nur einer Zeitkonstante beschreibt, die den gemeinsamen Wert von τ = 0,55 sec besitzt, Amplituden- und Phasen-Frequenz-Verlauf bis zu Maximalfrequenzen von ca. 3 Hz hinreichend gut beschrieben werden können. Dagegen scheiterte der Versuch, α und r_1 konstant zu halten und eine adäquate Verzögerungszeit zwischen Reiz und Reaktion einzuführen. Wenn sich der dynamische lineare Ansatz für α und r_1 bewährt, so würde dies heissen, dass die Reaktionsbeiträge von Elemntarbereichen beider Augen einem gemeinsamen Pool zugeführt werden in dem sie unabhängig voneinander mit der Zeitkonstanten τ abklingen. Das gemessene Reaktionsgeschehen reflektiert dann unter dynamischen Bedingungen eine integrative Eigenschaft und führt in dieser Weise zu Veränderungen sowohl der $D(\psi)$- als auch der $r(\psi)$-Charakteristiken. Dies könnte zur Folge haben, dass sich der Tracking-Bereich vergrössert, wobei α und r_1 abnehmen. Direkte Messungen von $D(\psi)$ und $r(\psi)$ unter dynamischen Bedingungen haben dies inzwischen bestätigt, Heimburger und Reichardt (1974). Damit ist aber auch nachgewiesen, dass die Beobachtungen von Land und Collett (1974) an frei fliegenden Fanniae sich keineswegs auf dieses System beschränken, sondern die Ausdehnung des Tracking-Bereiches auch bei Musca beobachtet werden kann, wenn entsprechend dynamische Bedingungen vorliegen.

5.0 Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit einer Verhaltens-Analyse der musterinduzierten Orientierung fixiertfliegender Insekten (Musca domestica) gegenüber verschiedenen optischen Umwelten in denen sich ein Objekt bewegt.

Ausgehend von der bekannten Tatsache der Objekt-Fixation wird in Kapitel 3.2 versucht, das durch eine zum Fliegenauge relative Objektbewegung induzierte asymmetrische Flugdrehmoment in zwei Komponenten zu zerlegen, wobei die eine Komponente durch progressive, die andere durch regressive relative Bewegung ausgelöst wird. Die Zerlegung gelingt, wenn die Amplituden der relativen Bewegung mindestens $\pm 8^{\circ}$ - $\pm 10^{\circ}$ betragen.

In den nächsten beiden Kapiteln 3.3 und 3.4 wird die Verfolgung eines mit konstanter Winkelgeschwindigkeit ω bewegten Objektes vor weissem Hintergrund (Objekt-Tracking) und als Bestandteil eines 360° Muster (Muster-Tracking) untersucht. Dabei zeigt sich, dass die Versuchsfliegen dem bewegten Objekt - bzw. dem in einem Muster nicht zu hohen Kontrastes eingelagerten Objekt - mit der gleichen Winkelgeschwindigkeit ω folgen, jedoch fixieren sie nicht das Objekt, sondern einen imaginären Punkt, der gegenüber dem Objekt um den Tracking-Winkel ψ_{tr} nachläuft. Der sogenannte Tracking-Bereich beschränkt sich auf $\psi_{tr\ max} = \pm 20^{\circ}$ bis $\pm 30^{\circ}$. Diese Ergebnisse sind in Übereinstimmung mit der von Poggio und Reichardt (1973a) formulierten phänomenologischen Theorie der Objekt-Fixation, die sich auf diesen Fall anwenden lässt, da wegen der zeitlich

konstanten Objektgeschwindigkeiten quasistationäre Verhältnisse vorliegen. Bemerkenswert am Muster-Tracking ist, dass die Grösse von ψ_{tr} bei vorgegebenem ω auch von dem Kontrast des Musters abhängt. Eine genauere Betrachtung zeigt, dass der Einfluss des Objektes durch die Kontrastelemente des Musters reduziert oder sogar aufgehoben werden kann - eine Beobachtung, die in Zusammenhang mit Ergebnissen von Reichardt und Poggio (1975) an zwei Objekten gebracht wird und ausserhalb des Rahmens der phänomenologischen Theorie liegt.

Das Kernstück der Arbeit stellen die Kapitel 3.5 und 3.6 dar, in denen die Bedingungen dafür aufgesucht werden, unter denen Tracking eines Objektes (Vordergrund), das normalerweise Bestandteil eines Musterhintergrundes ist, erfolgt. Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse lässt sich zusammenfassend sagen, dass in einer stationär beleuchteten Umwelt die Bewegung des Objektes vor dem Hintergrund im Prinzip die notwendige Voraussetzung für seine Detektion darstellt. Abhängig von Parametern, wie zum Beispiel Objekt- und Musterkonfiguration und Kontrastunterschied, fallen die Bedingungen für die Bewegung, die zur "Herauslösung" des Objektes aus dem Hintergrund erforderlich sind, verschieden aus. Volle Unabhängigkeit der Einflüsse von Objekt und von Hintergrund auf das Verhalten ist zum Beispiel dann gegeben, wenn sich das Objekt vor dem Musterhintergrund mit konstanter Geschwindigkeit bewegt. Dieser Fall wird ausführlich in Kapitel 3.6 behandelt. Das in diesem Kapitel untersuchte Phänomen, dessen Deutung nur im Rahmen einer Theorie möglich ist, die die verantwortlichen Wechselwirkungsprozesse im Zentralnervensystem explizit enthält, Poggio und

Reichardt (1973b), wird noch einmal eingehend unter diesem Gesichtspunkt in der Diskussion behandelt. Es wird darauf hingewiesen, dass dieses Phänomen an Wechselwirkungsprozesse von mindestens dem Nichtlinearitätsgrad "vier" gebunden ist, während die Auswertung von Bewegung bekanntlich allein auf nervösen Wechselwirkungen der Ordnung "zwei" basiert.

Anschliessend wird in Kapitel 3.7 das Objekt-Tracking (vor weissem Hintergrund) unter dynamischen Bedingungen untersucht, wobei das Objekt sinusförmig mit verschiedenen Amplituden und Frequenzen bewegt wird. Dabei zeigt sich im wesentlichen, dass mit zunehmender Frequenz bzw. Amplitude der Tracking-Bereich ansteigt und Werte bis zu $\pm 100^{\circ}$ erreichen kann - ein Ergebnis, das in Übereinstimmung mit Beobachtungen von Land und Collett (1974) an frei fliegenden Fanniae ist. Die phänomenologische Theorie der Objekt-Fixation lässt sich auf diesen dynamischen Fall nicht unmittelbar anwenden, da sie unter quasistationären Bedingungen entwickelt wurde. Eine Erweiterung der Theorie, die der Dynamik Rechnung trägt, führt jedoch zu guter Übereinstimmung mit dem Experiment.

6.0 Literatur

Boschek, B.C.: On the fine structure of the peripheral retina and Lamina ganglionaris of the fly, Musca domestica. Z. Zellforsch. 118, 369-409 (1971)

Braitenberg, V.: Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-Lamina projections. Exp. Brain Res. 3, 271-298 (1967)

Braitenberg, V., Kirschfeld, K.: Optische und neurale Projektion der Umwelt auf die Ganglien im Komplexauge der Fliege. "Mitteilungen aus der Max-Planck-Gesellschaft", Heft 3, 185-206 (1968)

Bridgeman, B.: Visual receptive field sensitive to absolute and relative motion during tracking. Science 178, 1106-1108 (1973)

Burns, B.D., Gassanov, U., Webb, A.C.: Responses of neurones in the cat's visual cerebral cortex to relative movement of patterns. J. Physiol. 226, 133-151 (1972)

Campos-Ortega, J.A., Strausfeld, N.J.: The columnar organization of the second synaptic region of the visual system of Musca domestica L. I. Receptor terminals in the Medulla. Z. Zellforsch. 124, 561-585 (1972)

Collett, T.S.: Visual neurones for tracking moving targets. Nature 232, 127-130 (1971)

Collett, T.S.: Visual neurones in the anterior optic tract of the privet hawk moth. J. comp. Physiol. 78, 396-433 (1972)

Fermi, G., Reichardt, W.: Optomotorische Reaktionen der Fliege Musca domestica. Kybernetik 2, 15-28 (1963)

Geiger, G., Poggio, T.: (1975) In Vorbereitung

Götz, K.G.: Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege Drosophila. Kybernetik 2, 77-92 (1964)

Götz, K.G.: Die optischen Übertragungseigenschaften der Komplexaugen von Drosophila. Kybernetik 2, 215-221 (1965)

Götz, K.G.: Principles of optomotor reactions in insects. Bibl. Ophthal. 82, 251-259 (1972)

Hassenstein, B.: Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration. Z. vergl. Physiol. 33, 301-326 (1951)

Heimburger, L., Reichardt, W.: (1974) Persönliche Mitteilung

Kirschfeld, K.: Aufnahme und Verarbeitung optischer Daten im Komplexauge von Insekten. Naturwissenschaften 58, 201-209 (1971)

Kirschfeld, K.: Das neurale Superpositionsauge. Fortschritte der Zoologie 21, 229-257 (1973)

Kirschfeld, K., Franceschini, N.: Optische Eigenschaften der Ommatidien im Komplexauge von Musca. Kybernetik 2, 47-52 (1968)

Kirschfeld, K., Franceschini, N.: Ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von Musca. Kybernetik 6, 13-22 (1969)

Land, M.F., Collett, T.S.: Chasing behaviour of houseflies (Fannia canicularis). A description and analysis. J. comp. Physiol. 89, 331-354 (1974)

Palka, J.: Discrimination between movements of eye and object by visual interneurones of crickets. J. exp. Biol. 50, 723-732 (1969)

Palka, J.: Moving Movement Detectors. Am. Zoologist 12, 497-505 (1972)

Pick, B.: Visual Flicker Induces Orientation Behaviour in the Fly Musca. Z. Naturforsch. 29c, 310-312 (1974)

Poggio, T.: Processing of visual information in flies: from a phenomenological model towards the nervous mechanisms. Proc. of the I Symp. of the It. Soc. Biophysics, Camogli 1973 (1974, im Druck).

Poggio, T., Reichardt, W.: A theory of the pattern induced flight orientation of the fly Musca domestica. Kybernetik 12, 185-203 (1973a).

Poggio, T., Reichardt, W.: Considerations on Models of Movement Detection. Kybernetik 13, 223-227 (1973b).

Reichardt, W.: Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems. Z. Naturforsch. 12b, 448-457 (1957)

Reichardt, W.: Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. Rosenblith, Sensory Communication, pp. 303-317, MIT Press, Cambridge, Mass. (1961)

Reichardt, W.: The insect eye as a model for analysis of uptake, transduction, and processing of optical data in the nervous system. Schmitt, The Neurosciences, pp. 494-511, Rockefeller University Press, New York (1970)

Reichardt, W.: Musterinduzierte Flugorientierung. Verhaltens-Versuche an der Fliege Musca domestica. Naturwissenschaften 60, 122-138 (1973)

Reichardt, W.: Systemanalytische Verhaltensforschung. Lehrbuch der Biophysik, Springer-Verlag (1975), im Druck

Reichardt, W., Varjú, D.: Übertragungseigenschaften im Auswertesystem für das Bewegungssehen. Z. Naturforsch. 14b, 674-689 (1959)

Reichardt, W., Wenking, H.: Optical detection and fixation of objects by fixed flying flies. Naturwissenschaften 56, 424-425 (1969)

Reichardt, W., Poggio, T.: A theory of the pattern induced flight orientation of the fly Musca domestica II. Kybernetik (1975) im Druck

Strausfeld, N.J.: Golgi studies on insects. I. The optic lobes of Diptera. Phil. Trans. Roy. Soc. (London), ser. B., 258, 135-223 (1970)

Varjú, D.: Optomotorische Reaktionen auf die Bewegung periodischer Helligkeitsmuster. Z. Naturforsch. 14b, 724-735 (1959)

Virsik, R., Reichardt, W.: Tracking of moving objects by the fly Musca domestica. Naturwissenschaften 61, 132-133 (1974)

Wehrhahn, Ch.: Verhaltensstudie zur musterinduzierten Höhenorientierung der Fliege Musca domestica. Dissertation Eberhard-Karls-Universität Tübingen (1974)

Zimmermann, G.: Der Einfluss stehender und bewegter Musteranteile auf die optomotorische Reaktion der Fliege Drosophila. Dissertation Eberhard-Karls-Universität Tübingen (1973)

Herrn Professor Dr. W.Reichardt danke ich für die Anregung und Förderung der Arbeit, ihm und den Herren Dr. T.Poggio und Dr. Ch.Wehrhahn für Diskussionen und Kritik. Für technische Hilfe bin ich den Herren H.Braun, Ing. M.Herre und Dipl.-Phys. H.Wenking zu Dank verpflichtet. Frau I.Geiss danke ich für das Schreiben des Manuskripts und Herrn L.Heimburger für das Anfertigen der Zeichnungen.

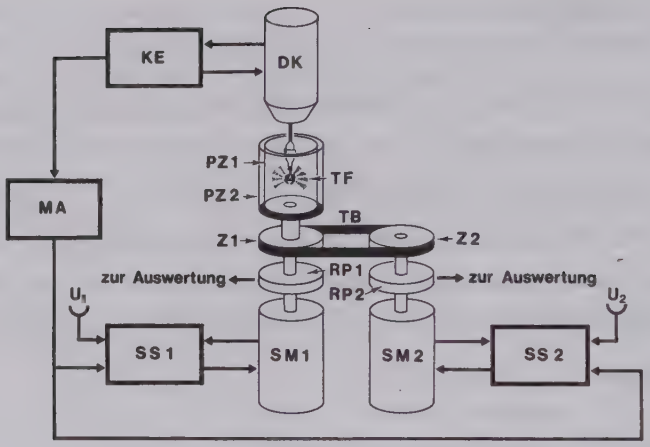


Abb. 1

Stark vereinfacht dargestellte Versuchsanordnung. Eine Testfliege TF hängt am Drehmomenten-Kompensator DK. KE bezeichnet die Kompensator-Elektronik. Der Kompensator wirkt als Transducer, der das Flugdrehmoment um die Hochachse einer fixiert fliegenden Fliege unverzerrt in eine elektrische Spannung umwandelt. Bei den höchsten von der Fliege erzeugten Drehmomenten (ca. 3dyn·cm) beträgt die Winkelverlagerung der Fliege weniger als 0.01°. Während des Experiments befindet sich die Versuchsfliege im Zentrum eines Panoramas, das von zwei koaxial angebrachten Zylindern P Z-1 und P Z-2 gebildet wird. Die Zylinder werden unabhängig voneinander von zwei Servomotoren SM1 und SM2 angetrieben. Der Antrieb des äusseren Zylinders erfolgt über ein Transmissionsband TB, das auf zwei Zahnrädern Z1 und Z2 aufliegt. Auf den Servomotorachsen befinden sich zwei Ringpotentiometer RP1 und RP2 von denen sich Spannungen abnehmen lassen, die proportional zu den Zylinderpositionen ψ_1 und ψ_2 sind. Die vom Kompensator gelieferte Ausgangsspannung wird der Motorankopplung MA zugeführt, die sie entsprechend den von Gl. (1) diktierten Ankopplungsbedingungen transformiert. Der Ausgang von MA wirkt auf die Eingänge der Servomotorsteuerungen SS1 und SS2. Mit Hilfe der externen Spannungen U_1 und U_2 lassen sich die Servomotoren unabhängig von der Fliege beeinflussen. Die Beleuchtungseinrichtung und die Auswerteelektronik sind nicht in der Darstellung enthalten.

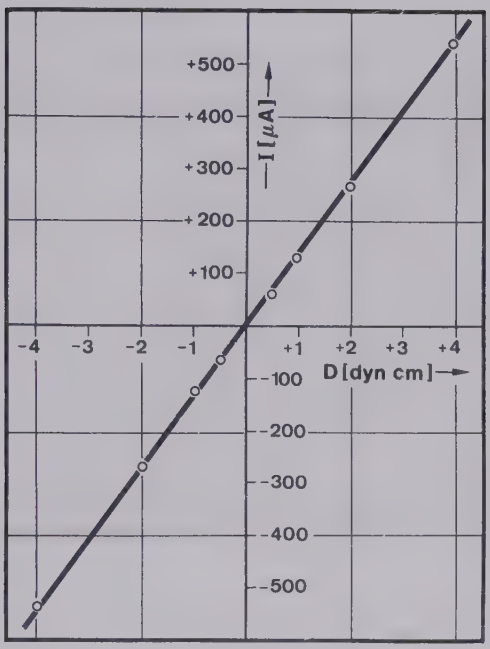


Abb. 2

Eichdiagramm des Drehmomenten-Kompensators, aufgenommen unter stationären Bedingungen. Gemessen wurde die Abhängigkeit des Kompensationsstromes I vom Drehmoment D. Diese Beziehung verläuft, wie man aus der Abbildung ersieht, streng linear. Einem Drehmoment von 1 dyn·cm entspricht ein Kompensationsstrom von 136μA.

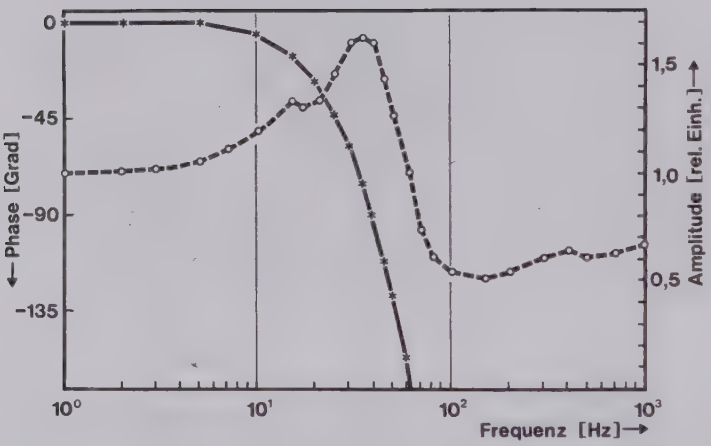


Abb. 3

Darstellung des relativen Amplituden- und Phasen-Frequenzganges des Drehmomenten-Kompensators. Da die höchsten Frequenzen, die während der Experimente auftreten, 10 Hz nicht überschreiten, ist wegen des Verlaufs dieser Frequenzgänge eine nahezu unverzerrte Übertragung des Flugdrehmomentes gesichert.

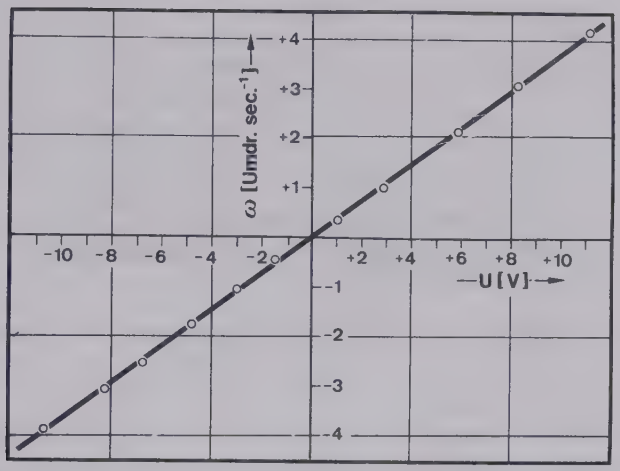


Abb. 4

Eichdiagramm der Servomotoren, aufgenommen unter stationären Bedingungen. Gemessen wurde die Abhängigkeit der Motordrehzahl von der Eingangsspannung der Servomotorsteuerung. Auch diese Beziehung ist linear und ergibt bei 1 Volt Eingangsspannung eine Umdrehungszahl von 0,38 pro Sekunde.

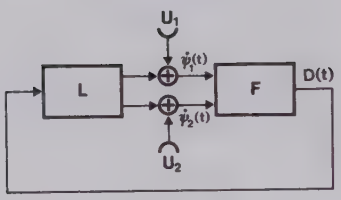


Abb. 5

Vereinfachtes Signalflussdiagramm für eine fixiert fliegende Fliege in der Anordnung nach Abb. 1. $\dot{\psi}_1(t)$ und $\dot{\psi}_2(t)$ charakterisieren die Winkelgeschwindigkeiten der Zylinder PZ1 und PZ2. F bezeichnet die Fliege, die das Flugdrehmoment D(t) erzeugt. L entspricht den von Gl. (1) bzw. Gl. (2) ausgedrückten Übertragungseigenschaften der Motorankopplung. U_1 und U_2 kennzeichnen Zusatzspannungen.

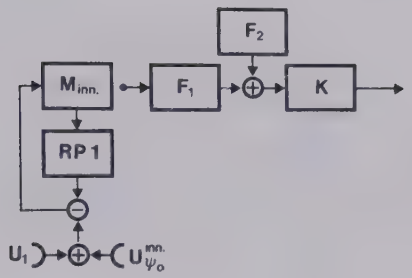


Abb. 6

Signaflussdiagramm der Versuchsanordnung zur Messung induzierter Flug-Drehmomente im offenen Regelkreis. M_{inn} bezeichnet den mit dem inneren Panorama verbundenen Servomotor; RP_1 das mit der Motorachse mechanisch verbundene Ringpotentiometer. Durch Vergleich der Ringpotentiometerspannung mit dem Sollwert $U^{inn}_{\psi_o}$ und Rückführung des Fehlersignals in den Motoreingang wird, das Panorama elastisch in der Winkelposition ψ_o gehalten, um die es durch die Zusatzspannung U_1 bewegt werden kann. F_1, F_2 charakterisieren die Eigenschaften der Fliege, wobei F_1 die für das induzierte Verhalten und F_2 die für das Eigenverhalten verantwortlichen Mechanismen bezeichnet. K steht für Drehmomenten-Kompensator. Mit dieser Versuchsanordnung lassen sich sehr genau Bewegungsabläufe vorgeben, da die Motorsteuerung als Positionsservo verwendet wird.

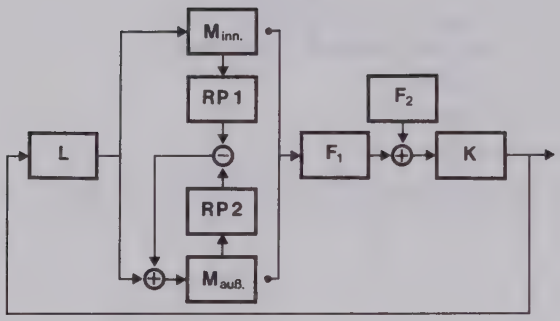


Abb. 7

Signalflussdiagramm einer Anordnung mit der unter den Bedingungen des geschlossenen Regelkreises das Orientierungsverhalten gegenüber einer Umwelt studiert wurde, in der Vordergrund und Hintergrund (immer im äusseren Panorama-Zylinder) synchronisiert waren. Die Synchronisierung erfolgte mittels des Differenzsignals aus den beiden Ringpotentiometern RP1 und RP2 am Motor $M_{äuss}$, der mit dem äusseren Panorama-Zylinder gekoppelt ist. Die Bedeutungen von F_1, F_2 und K entsprechen denen in der Legende zu Abb. 6. L charakterisiert die Übertragungseigenschaften der Motorankopplung.

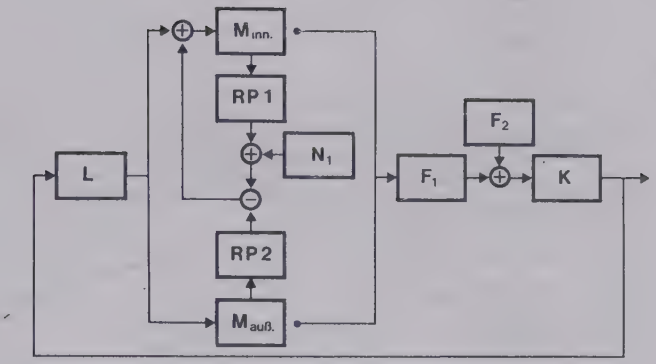


Abb. 8

Signalflussdiagramm einer abgewandelten Version nach Abb. 7. Mitgeführt wird in diesem Fall der Motor, der den inneren Panorama-Zylinder antreibt. Kontrollierte Relativbewegungen zwischen den beiden Panorama-Zylindern erfolgt mittels einer Spannungsquelle N_1. Die Bedeutung von F_1, F_2 und K wurde in Abb. 6, die von L in Abb. 7 erläutert.

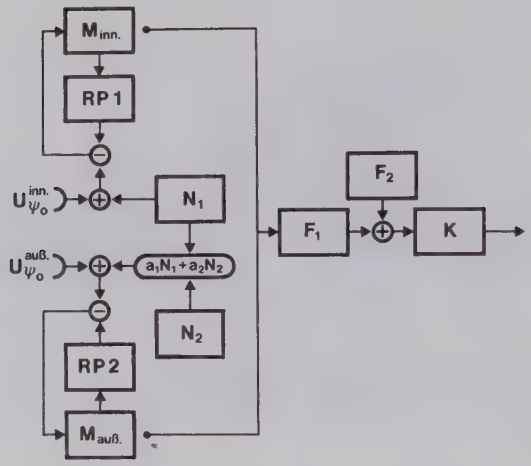


Abb. 9

Signalflussdiagramm einer Versuchsanordnung mit der unter Bedingungen des offenen Regelkreises induzierte Reaktionen auf symmetrische Bewegungen des inneren und äusseren Panorama-Zylinders studiert wurden. Beide Servomotoren sind unabhängig voneinander über ihre Ringpotentiometer gegengekoppelt und dienen daher als Positionsservos. Die Sollwerte der Winkelpositionen lassen sich durch die Spannungen $U_{\psi_o}^{inn}$ und $U_{\psi_o}^{äuss}$ einstellen. Als Führungsgrössen dienen die Rauschquellen N_1 und N_2. Während der innere Motor allein von N_1 geführt wird, dient als Führungsgrösse des äusseren Motors die Summe $a_1N_1 + a_2N_2$. F_1, F_2 und K wurden in den vorausgehenden Abbildungen erläutert.

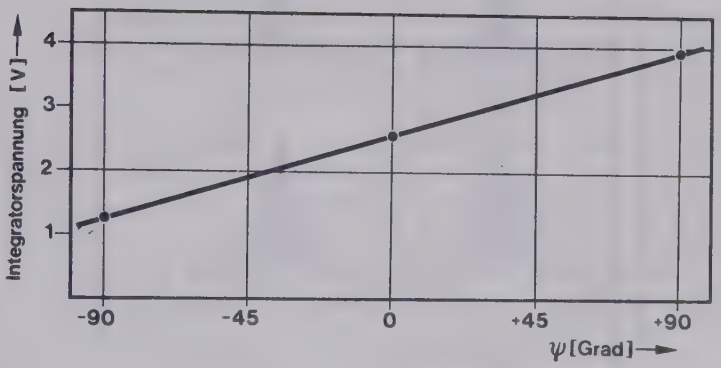


Abb. 10

Eichdiagramm der Integratorspannung. Gemessen wurde die Abhängigkeit der integrierten Ringpotentiometerspannung von der Winkelposition ψ. Die Integrationszeit betrug stets 120 sec.

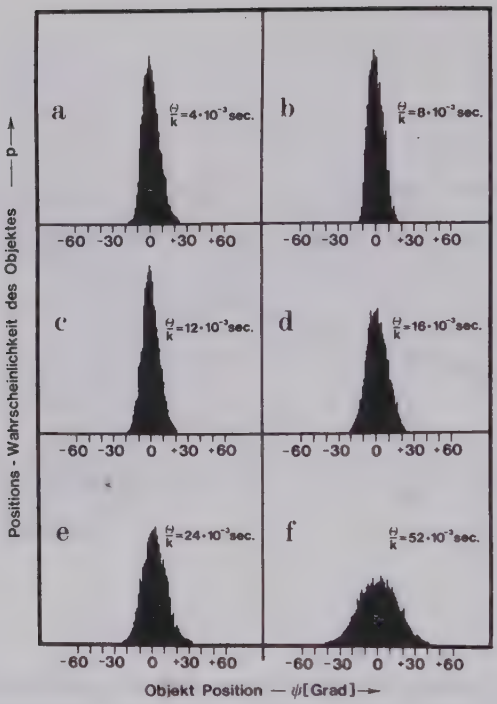


Abb. 11

Positions-Wahrscheinlichkeitsverteilungen eines schwarzen, vertikal orientierten, 5° breiten Streifens, aufgenommen während der stationären Fixationsphase. Parameter ist die Ankopplung Θ/k. Im Bereich der Ankopplung von $4 \cdot 10^{-3}$ sec bis $24 \cdot 10^{-3}$ sec ändert sich σ, die Halbwertsbreite der nahezu gaussischen Verteilungen, kaum. $\bar{\sigma}$ beträgt $\pm 7,3^{\circ}$. Beim höchsten Ankopplungswert $52 \cdot 10^{-3}$ sec beträgt dagegen $\sigma = \pm 15^{\circ}$. Die Messzeit pro Histogramm beträgt 120 sec.

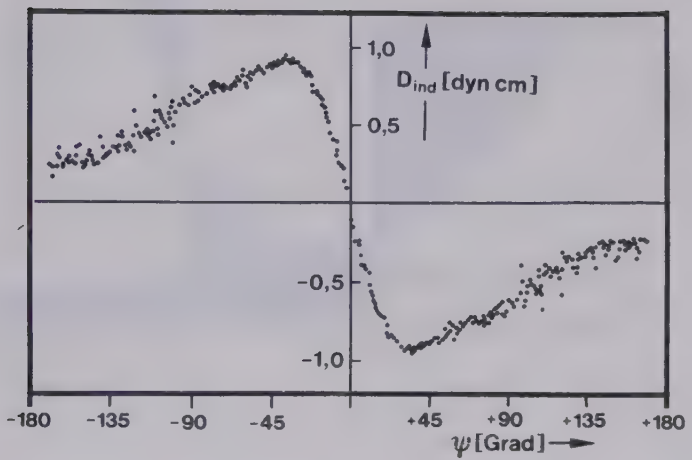


Abb. 12

Das mit einem 5^{o} breiten Streifen generierte, aus einer Mittelung über 111 Einzelmessungen gewonnene ψ-abhängige Flugdrehmoment D. Der Nulldurchgang bei $\psi = 0$ charakterisiert die stabile Streifenlage. Entnommen aus Reichardt (1973).

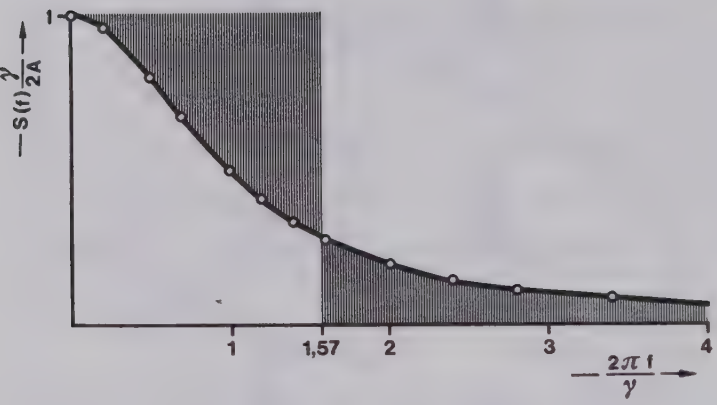


Abb. 13

Leistungsspektrum S(f) des Flug-Drehmomentensignals, berechnet aus der Autokorrelations-Funktion, gemessen im offenen Regelkreis. Das Spektrum wurde normiert aufgetragen. Die schraffierten Flächen sind einander gleich.

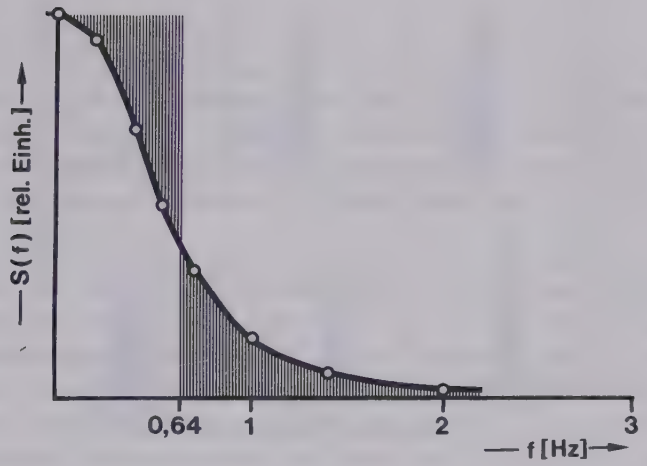
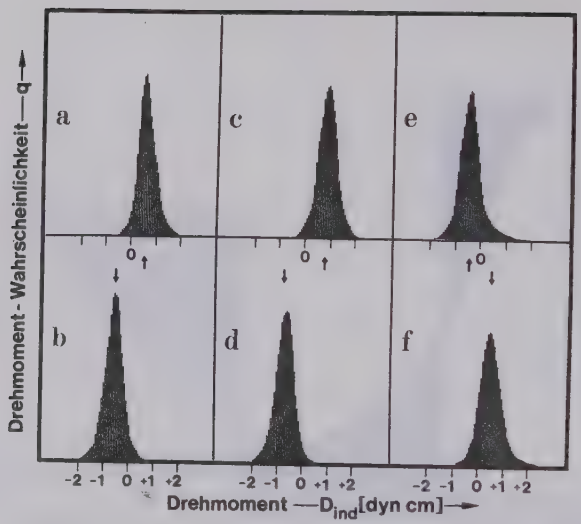


Abb. 14

Leistungsspektrum S(f) des Positionssignals, berechnet aus der Autokorrelations-Funktion, die während der stationären Phase einer Ein-Streifen Fixation aufgenommen wurde. Die Ankopplung beträgt $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec. Die schraffierten Flächen sind einander gleich.


Drehmoment - Wahrscheinlichkeit — q
a
c
e
b
d
f
-2 -1 0 +1 +2
Drehmoment — D_{ind} [dyn cm]

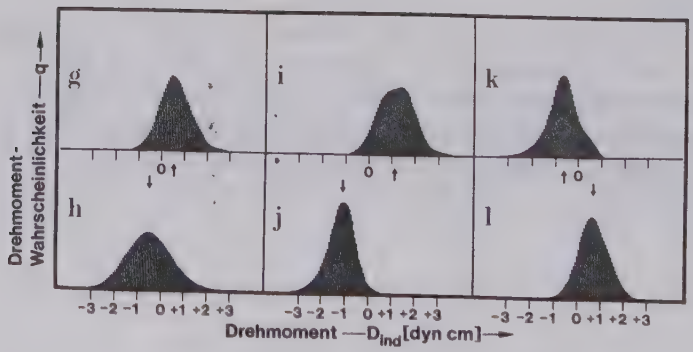

Drehmoment - Wahrscheinlichkeit — q
g
i
k
h
j
l
-3 -2 -1 0 +1 +2 +3
Drehmoment — D_{ind} [dyn cm]

Abb. 15

Induzierte Drehmomenten-Reaktionen, gemessen im offenen Regelkreis, auf symmetrische oder asymmetrische Bewegung eines 5° breiten, schwarzen Streifens um die Winkelpositionen $\psi_o = \pm 20^{\circ}$. Die Reaktionen sind in Form von Histogrammen dargestellt. Die Messzeit pro Histogramm beträgt 300 sec.

(a) und (b) zeigen die Reaktion auf eine symmetrische Streifenbewegung vor dem rechten und dem linken Auge. Die Bewegung erfolgte mit einer Amplitude von $\pm 5^{\circ}$ und einer Frequenz von 1 Hz. In (c) und (d) bzw. (e) und (f) sind die Reaktionen auf eine progressive bzw. regressive asymmetrische Bewegung des Streifens aufgetragen. Die Bewegung erfolgte mit einer Amplitude von $\pm 5^{\circ}$ und einer Frequenz von 2 Hz. (g) und (h) zeigen die Reaktion auf eine symmetrische Bewegung des Streifens mit einer Amplitude von $\pm 10^{\circ}$ und einer Frequenz von 0,5 Hz. In (i) und (j) bzw. (k) und (l) sind die Reaktionen auf eine progressive bzw. regressive asymmetrische Streifenbewegung wiedergegeben. In diesem Fall erfolgte die Bewegung mit einer Amplitude von $\pm 10^{\circ}$ und einer Frequenz von 1 Hz.

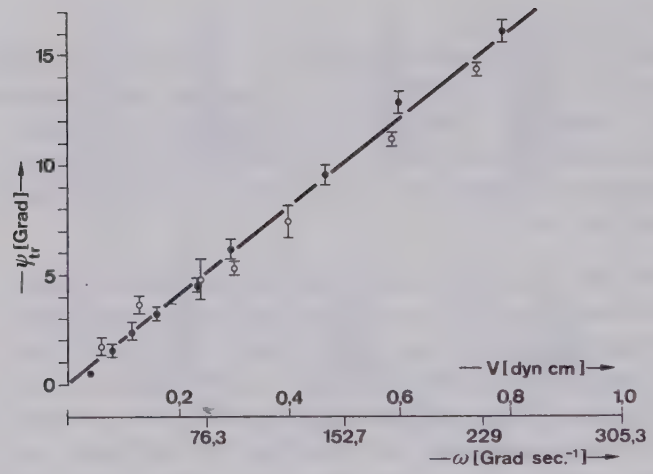


Abb. 16

Die Abhängigkeit des Winkels ψ_{tr} zwischen der Flugrichtung und der mittleren Streifenposition eines (unter open-loop Bedingungen) mit konstanter Geschwindigkeit ω rotierenden Streifens als Funktion von ω. Die Messpunkte stellen Mittelwerte dar, die an fünf Versuchsfliegen gewonnen wurden. Eingetragen wurden ausserdem die Streuungen der Mittelwerte. Die vollen (offenen) Punkte beziehen sich auf Messungen, die mit Fliegen mit festgelegtem (freiem) Kopf durchgeführt wurden. Bei jeder Einzelmessung betrug die Messzeit 120 sec., die Ankopplung $\Theta/k = 8 \cdot 10^{-3}$ sec. Die ausgezogene Gerade gibt den theoretischen Zusammenhang zwischen ψ_{tr} und ω wieder.

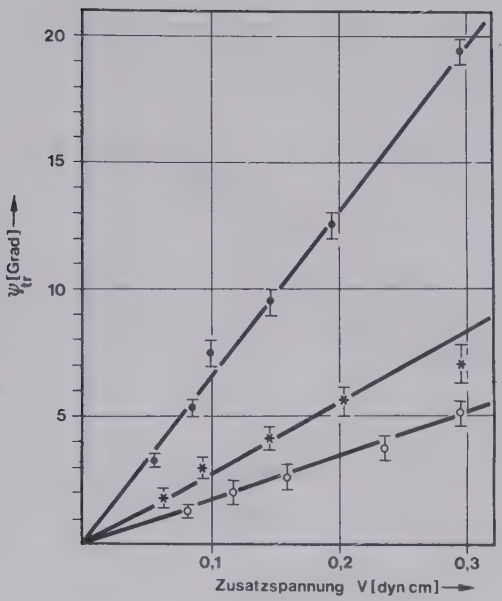


Abb. 17

Stationäres Tracking eines schwarzen, in ein statistisches Muster eingelagerten Streifens. Aufgetragen ist der Trackingswinkel ψ_{tr} als Funktion der Zusatzspannung V, kalibriert in dyn·cm. Der Kontrast des Streifens beträgt 100%. Parameter des Versuchs ist der Kontrast m des Hintergrundmusters: m = 0% (ooo), m = 33% (***), m = 56% (●●●). Jeder Punkt repräsentiert das Mittel aus fünf Messungen an fünf verschiedenen Fliegen. Die Messzeit für jede Einzelmessung betrug 120 sec und die Ankopplung $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec. Die eingetragenen Linien sind Regressionsgeraden.

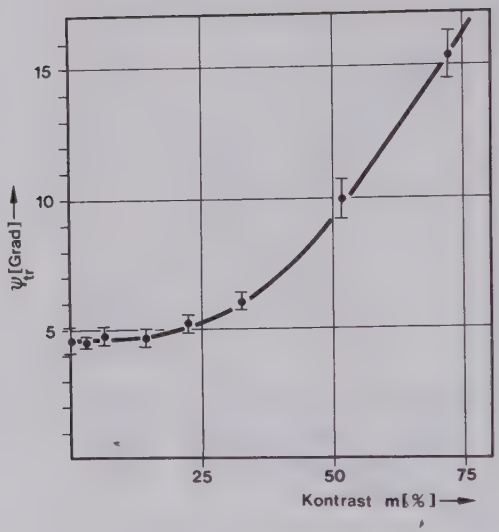


Abb. 18

Alle Bedingungen wie in Abb. 17. Aufgetragen ist der Trackingswinkel ψ_{tr} als Funktion des Musterkontrastes m bei einer konstanten Zusatzspannung V, die 0,236 dyn·cm entspricht.

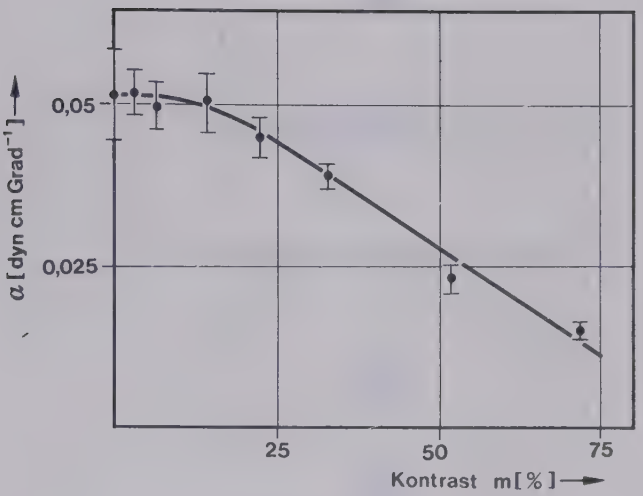


Abb. 19

Alle Bedingungen wie in Abb. 17. Aufgetragen ist die Steigung α der korrespondierenden $D(\psi)$-Charakteristik als Funktion des Kontrastes m des Hintergrundmusters.

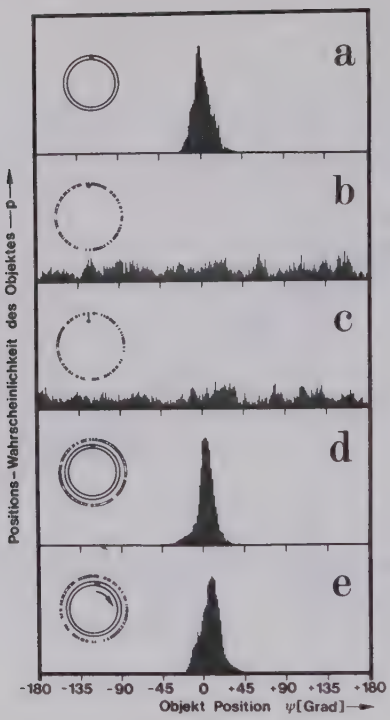


Abb. 20

Orientierung gegenüber einem 5° breiten, schwarzen Streifen ohne und mit Hintergrund; siehe Einschaltfiguren. Die Ankopplung betrug $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec, die Messzeit 120 sec. Aufgetragen ist die Positions-Wahrscheinlichkeit des Streifens p als Funktion der Streifen-Position ψ.

(a) Stationäre Phase der Orientierung gegenüber Streifen vor weissem Hintergrund.

(b) Orientierung gegenüber dem Streifen, der sich in einem statistischen Muster hohen Kontrastes (m = 96%) befindet. In diesem Fall wird keine Fixation beobachtet.

(c) Orientierung gegenüber dem Streifen, der sich einige Millimeter vor dem Kontrastmuster befindet, jedoch mit diesem mechanisch verbunden ist. Auch in diesem Fall wird keine Fixation beobachtet.

(d) Orientierung gegenüber dem Streifen, der sich im inneren Panorama-Zylinder befindet. Das äussere Panorama trägt das statistische Kontrastmuster (m = 96%). Die beiden Panorama-Zylinder sind elektronisch miteinander synchronisiert. Die beobachtete Fixation des Streifens beruht auf einer kleinen Imperfektion in der Synchronisation.

(e) Wie Fall (d), jedoch wurde der innere Panorama-Zylinder mit konstanter Winkelgeschwindigkeit ω bewegt. Auch in diesem Fall wird Streifenfixation beobachtet.

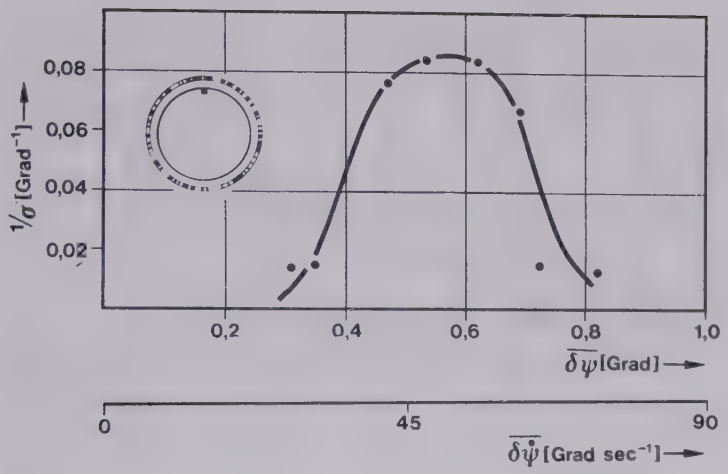


Abb. 21

Orientierung gegenüber einem Streifensegment (1/8 Streifen im unteren Teil des inneren Panoramas), das vor einem statistischen Kontrastmuster (m = 96%) stochastisch bewegt wird; siehe Einschaltfigur. Die Versuchsfliege ist an beide Panorama-Zylinder angekoppelt. Aufgetragen ist die reziproke Halbwertsbreite $1/\sigma$ der gaussischen Fixations-Histogramme als Funktion des eingeführten Positions- bzw. Geschwindigkeits-Fehlers. Die eingezeichneten Messpunkte wurden mit einer repräsentativen Versuchsfliege gewonnen. Die Ankopplung betrug $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec, die Messzeit jeder individuellen Messung 120 sec.

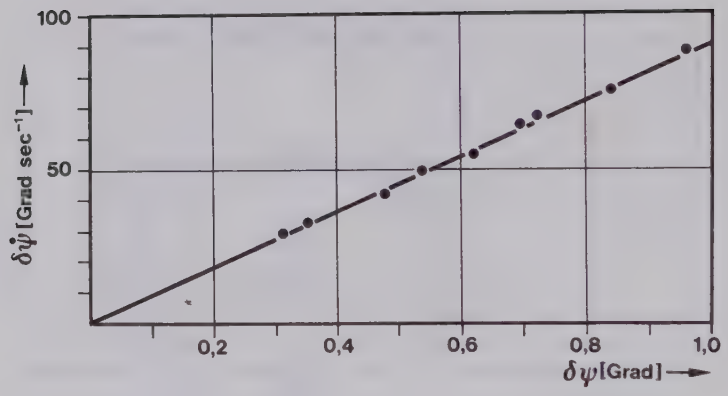


Abb. 22

Gemessener linearer Zusammenhang zwischen dem Geschwindigkeits- $\delta\dot{\psi}$ und Positions-Fehler $\delta\psi$ zwischen innerem und äusserem Panorama-Zylinder.

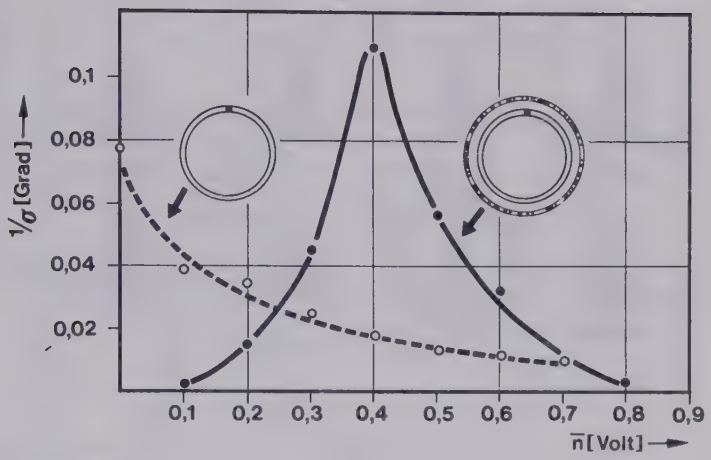


Abb. 23

Orientierung gegenüber einem Streifensegment (1/8 Streifen im unteren Teil des inneren Panoramas), das stochastisch bewegt wird:

(a) vor weissem Hintergrund; linke Einschaltfigur, offene Punkte, gestrichelter Verlauf.

(b) vor einem statistischen Kontrastmuster (m = 96%); rechte Einschaltfigur, volle Punkte, ausgezogener Verlauf.

Aufgetragen ist die reziproke Halbwertsbreite $1/\sigma$ der gaussischen Fixations-Histogramme als Funktion der mittleren Rauschspannungsamplitude $\bar{n}$, die ein Mass für die relative Bewegung zwischen innerem und äusserem Zylinder ist. Die Versuchsfliege ist an beide Panorama-Zylinder angekoppelt; $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec. Offene und volle Punkte kennzeichnen Messungen an einer repräsentativen Fliege. Dauer jeder Einzelmessung 120 sec.

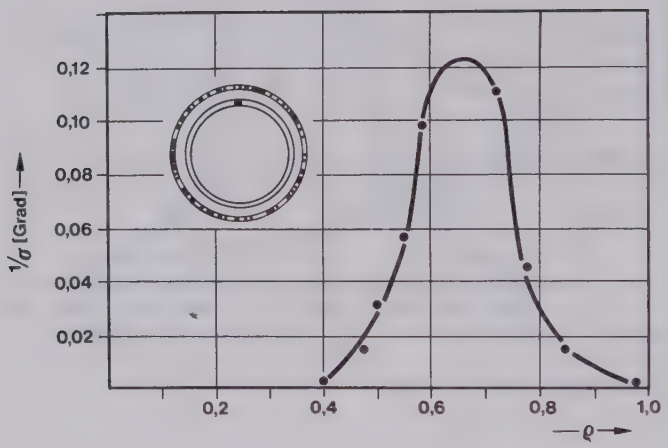


Abb. 24

Orientierung gegenüber einem Streifensegment (1/8 Streifen im unteren Teil des inneren Panoramas), das stochastisch bewegt wird vor einem statistischen Kontrastmuster (m = 96%); siehe Einschaltfigur. Aufgetragen ist die reziproke Halbwertsbreite $1/\sigma$ der gaussischen Fixations-Histogramme als Funktion des Kohärenzmasses ρ. Die Versuchsfliege ist an beide Panorama-Zylinder angekoppelt; $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec. Volle Punkte kennzeichnen Messungen, gewonnen an einer repräsentativen Fliege. Dauer jeder Einzelmessung 120 sec.

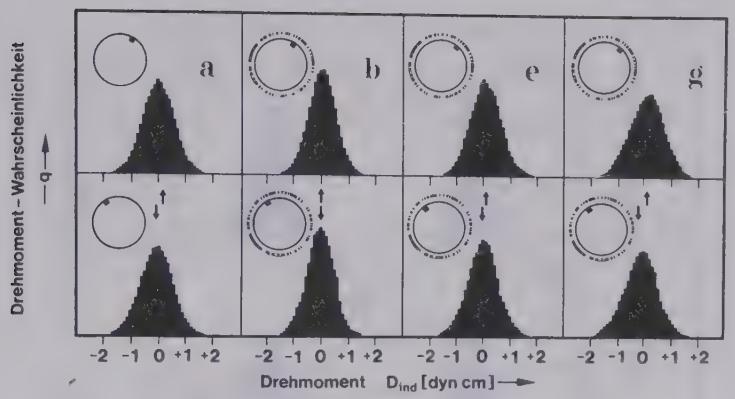


Abb. 25

Induzierte Drehmomenten-Reaktion als Funktion unterschiedlicher Kohärenzbedingungen zwischen Vordergrund- und Hintergrund-Bewegung, gemessen unter den Bedingungen des offenen Regelkreises. Das Streifensegment (1/8 Streifen im unteren Teil des inneren Panoramas) wurde stochastisch um die mittleren Positionsn $\pm 30^{\circ}$ bewegt. Auf dem äusseren Panorama-Zylinder befand sich ein statistisches Kontrastmuster (m = 96%), das von einer zweiten Rauschquelle symmetrisch bewegt wurde. Die Messdauer in jedem Experiment (pro Histogramm) betrug 120 sec. Die jeweilige experimentelle Situation ist durch Einschaltfiguren gekennzeichnet.

(a) Streifensegment vor weissem Hintergrund. Die Schwerpunkte beider Verteilungen sind um 0,125 dyn·cm gegeneinander verschoben. Diese Verschiebung ist signifikant (t-Test: $p < 0{,}001$).

(b) Streifensegment vor statistischem Kontrastmuster. Kohärenz zwischen Vordergrund- und Hintergrund-Bewegung $\rho = 0{,}988$. Schwerpunktverschiebung null.

(e) Wie (b), aber mit $\rho = 0{,}698$. Verschiebung der Verteilungsschwerpunkte beträgt in diesem Fall 0,113 dyn·cm und ist signifikant (t-Test: $p < 0{,}001$).

(g) Wie (b), jedoch mit $\rho = 0{,}154$. Verschiebung der Verteilungsschwerpunkte beträgt 0,125 dyn·cm und ist signifikant (t-Test: $p < 0{,}001$).

Die auch in Tabelle III enthaltenen Fälle, c,d,f sind hier nicht dargestellt.

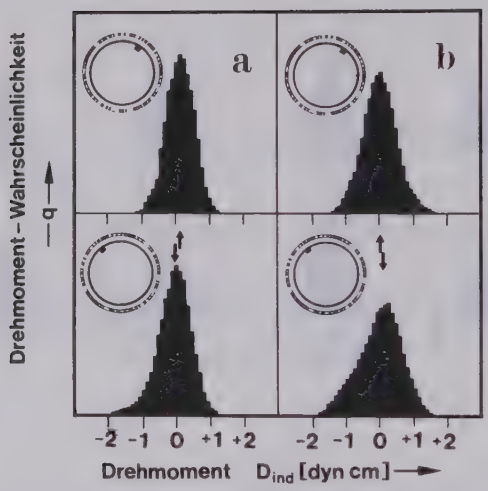


Abb. 26

Alle Bedingungen wie in Legende zu Abb. 25 erläutert.

(a) Streifensegment wird vor stehendem Hintergrund bewegt. Die Lagen der Verteilungsschwerpunkte unterscheiden sich signifikant (t-Test: $p < 0{,}001$).

(b) Streifensegment ruht, Hintergrund wird bewegt. Die Lagen der Verteilungsschwerpunkte unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

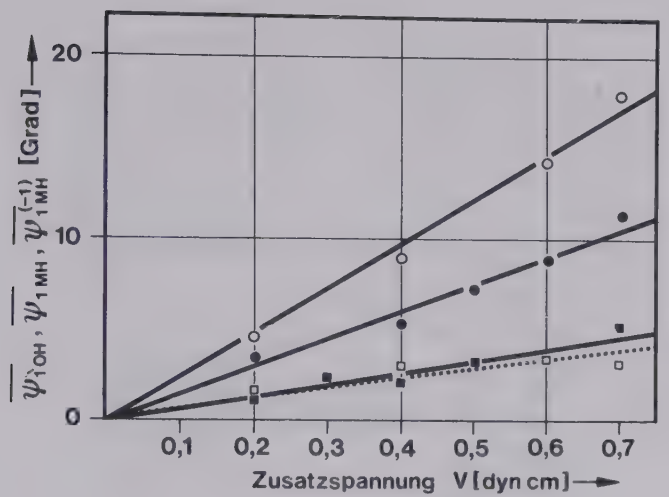


Abb. 27

Tracking eines mit konstanter Geschwindigkeit bewegten Streifens vor weissem und statistischem Musterhintergrund. Aufgetragen ist die Winkelabweichung des Streifens von der Flugrichtung als Funktion der Streifengeschwindigkeit (Zusatzspannung V). Die Ankopplung in diesen Versuchen beträgt $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec. Die Messpunkte wurden an einer repräsentativen Fliege gewonnen.

●●●: Tracking des Streifens vor weissem Hintergrund.

ooo: Tracking des Streifens vor einem vorzeichenrichtig angekoppelten Hintergrund des Kontrastes m = 22%.

■■■: Tracking eines Streifens vor einem invertiert angekoppelten Hintergrund des Kontrastes m = 22%.

□□□: Aus den Messdaten ●●● und ooo in Zusammenhang mit Gl. (21) theoretisch ermittelte Werte für die Abhängigkeit des Trackingwinkels von der Streifengeschwindigkeit (Zusatzspannung V).

Ausgezogene Linien sind Regressionsgeraden. Die Regressionsgeraden, die den theoretisch ermittelten Werten und den Messwerten bei invertierter Ankopplung des Hintergrundes entsprechen, unterscheiden sich nicht signifikant voneinander ($p > 0,9$). Aus den Regressionen des Trackings ohne und mit Hintergrund (bei normaler Ankopplung) wurde mit Hilfe von Gl. (20) der Parameter r_2 bestimmt, $r_2 = 0,23$ gr·cm^2 sec^{-1} für m = 22%.

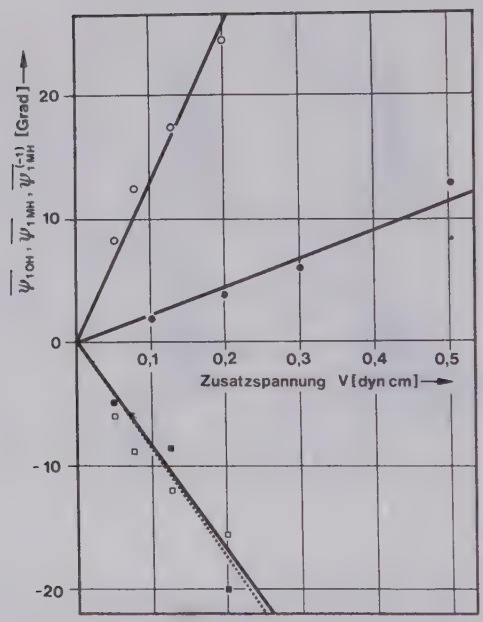


Abb. 28

Alle Bedingungen und Ergebnisse wie in der Legende zu Abb. 27 ausgeführt, mit Ausnahme des Kontrastes des statistischen Hintergrundmusters, der in diesem Fall m = 55% beträgt. Bei diesem Kontrast ergibt sich für $r_2 = 2{,}09\ gr \cdot cm^2\ sec^{-1}$.

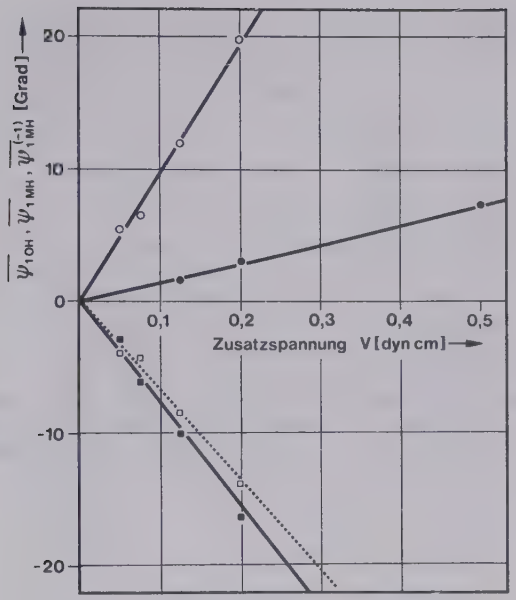


Abb. 29

Alle Bedingungen und Ergebnisse wie in der Legende zu Abb. 27 ausgeführt, mit Ausnahme des Kontrastes des statistischen Hintergrundmusters, der in diesem Fall m = 86% beträgt. Bei diesem Kontrast ergibt sich für $r_2 = 1{,}84$ gr·cm^2 sec^{-1}.

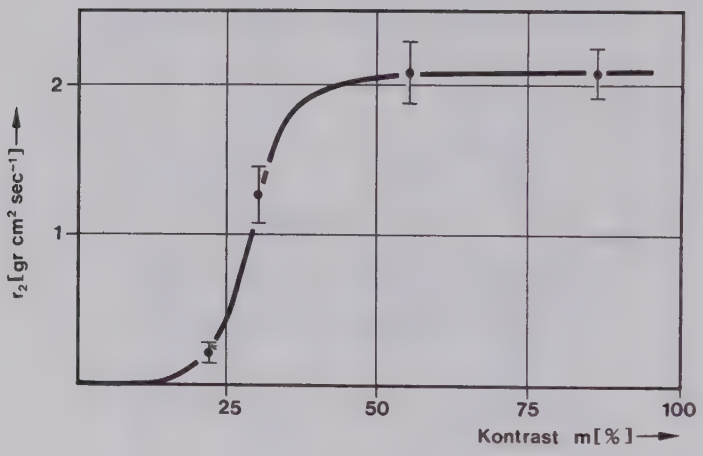


Abb. 30

Der numerische Wert des Parameters r_2 (charakteristisch für die Empfindlichkeit der optomotorischen Reaktion auf die Bewegung des Musterhintergrundes) als Funktion des Kontrastes m. Die Messpunkte repräsentieren Mittelwerte aus Messungen an fünf verschiedenen Fliegen. Eingetragen sind die Streuungen der Mittelwerte.

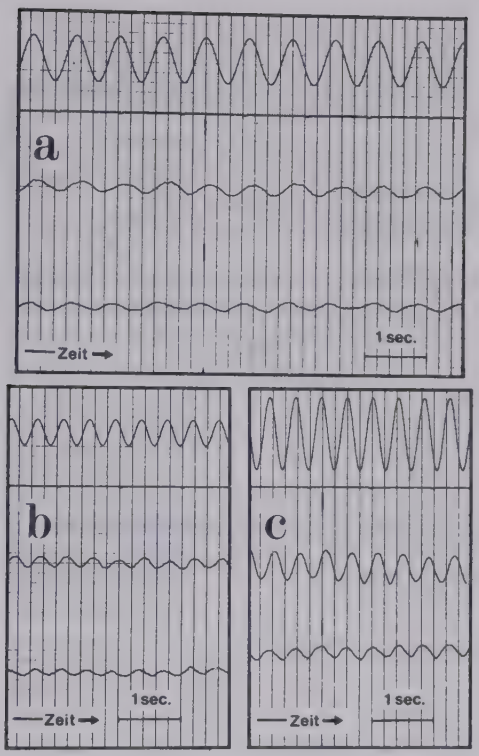


Abb. 31

Tracking eines sinusförmig bewegten schwarzen Streifens vor weissem Hintergrund. Thermoschreiber-Registrierungen. Obere Spuren: Zusatzspannung (8 Einheiten entsprechen 1 dyn·cm) mit der der Streifen sinusförmig bewegt wurde. Mittlere Spuren: Tracking-Winkel ψ_{tr} (10 Einheiten entsprechen 360^{o}). Untere Spuren: Integrierte Drehmomentenreaktion der Versuchsfliege (10 Einheiten entsprechen 360^{o}). (a) Frequenz = 1,5 Hz, (b) Frequenz = 2,5 Hz, (c) Frequenz = 2,5 Hz und verschiedene Amplitude. Bei den oberen Spuren in (b) und (c) ist die Empfindlichkeit des entsprechenden Thermoschreiberkanals um den Faktor 2,5 herabgesetzt. Zeitverläufe aufgenommen an einer Fliege. Die Ankopplung beträgt $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec.

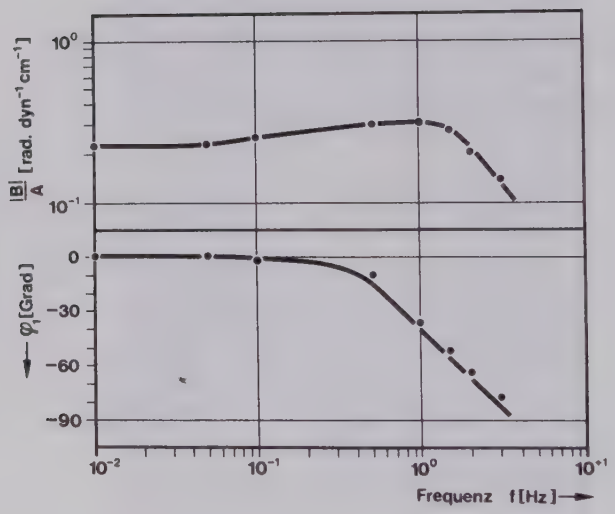


Abb. 32

Frequenzabhängigkeit des relativen Amplituden- und Phasen-Ganges bei sinusförmiger Bewegung eines schwarzen Streifens vor weissem Hintergrund. Die Punkte bezeichnen Messwerte von einer repräsentativen Fliege. Die ausgezogenen Kurven wurden den Messpunkten angeglichen. Die Ankopplung beträgt $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec.

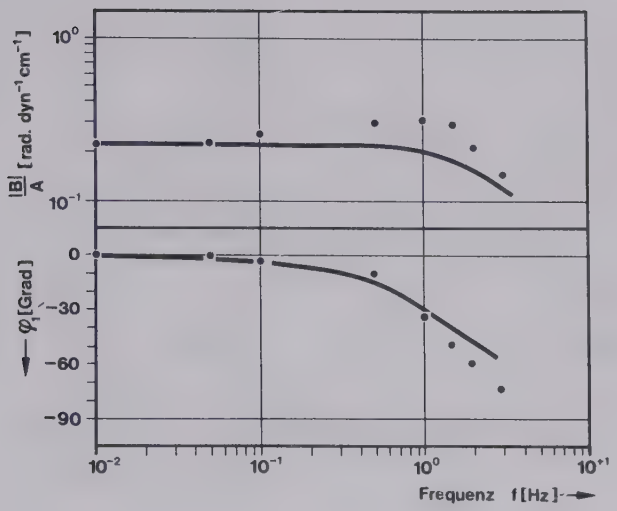


Abb. 33

Amplituden- und Phasenfrequenzgang bei sinusförmigen Tracking eines schwarzen Streifens vor weissem Hintergrund. Die eingetragenen Messpunkte entsprechen denen in Abb. 22. Die ausgezogenen Kurven wurden aus den Gleichungen (25B) und (25C) berechnet mit den numerischen Werten $\alpha = 4{,}54$ dyn·cm·rad^{-1}, $r_1 = 0$ gr·cm^2·sec^{-1} und $\Theta/k = 4 \cdot 10^{-3}$ sec.

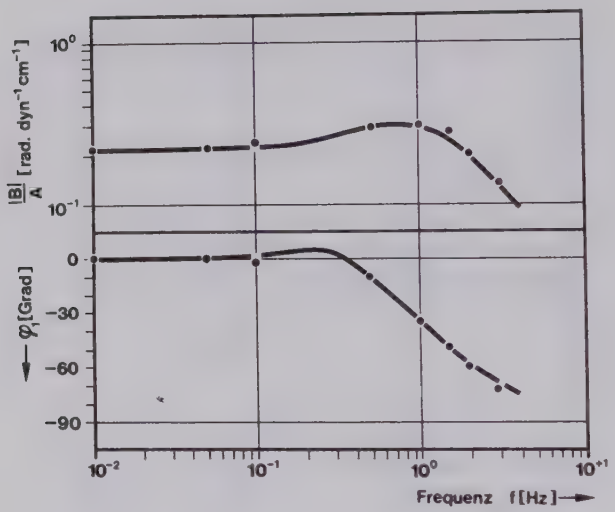


Abb. 34

Messpunkte des Amplituden- und Phasenfrequenzganges entsprechend Abb. 32 und Abb. 33. Die berechneten Kurvenverläufe basieren auf dem dynamischen Ansatz entsprechend Gl. (29C). Gute Übereinstimmung mit den Messpunkten ergab sich für $r_1 = 1{,}6$ gr·cm^2·sec^{-1} und $\tau = 0{,}55$ sec, während $\alpha = 4{,}54$ dyn·cm·rad^{-1} festliegt.

TABELLE I

Drehmoment: D dyn·cm	Ankopplung: $\frac{\Theta}{k}$ sec	Umdrehungen des Panoramas $U \cdot sec^{-1}$
1	$4 \cdot 10^{-3}$	0,424
1	$8 \cdot 10^{-3}$	0,848
1	$12 \cdot 10^{-3}$	1,272

Tabelle II

Teil-abbil-dung	Streifen-bewegung	Frequenz [Hz]	Ampli-tude [Grad]	ψ_o-Po-sition [Grad]	Verteilungs-schwerpunkt [dyn·cm]	Mittlere Vertei-lungs-Streuung $\bar{\sigma}$ der Einzel-werte [dyn·cm]	$\frac{1}{2}$ Differenz der Ver-teilungs-schwerpunkte [dyn·cm]	Differenz von } [dyn·cm]
a	symmetrisch	1	± 5	+20	+0,525	±0,350	0,525±0,012	
b	symmetrisch	1	± 5	-20	-0,525	±0,300		
c	asymmetrisch progressiv	2	± 5	+20	+0,800	±0,325	0,80 ±0,013	0,350±0,02
d	asymmetrisch progressiv	2	± 5	-20	-0,800	±0,350		
e	asymmetrisch regressiv	2	± 5	+20	+0,450	±0,400	0,45 ±0,015	
f	asymmetrisch regressiv	2	± 5	-20	-0,450	±0,400		
g	symmetrisch	0,5	±10	+20	+0,500	±0,600	0,50 ±0,026	
h	symmetrisch	0,5	±10	-20	-0,500	±0,800		
i	asymmetrisch progressiv	1	±10	+20	+1,125	±0,700	1,125±0,023	0,475±0,032
j	asymmetrisch progressiv	1	±10	-20	-1,125	±0,500		
k	asymmetrisch regressiv	1	±10	+20	+0,650	±0,575	0,650±0,022	
l	asymmetrisch regressiv	1	±10	-20	-0,650	±0,625		

TABELLE III

Teilabbildung	Kohärenzgrad ρ	Kontrast des Hintergrundes m %	Mittlere Position des Streifensegments ψ_o^o	Flugdrehmoment Verteilungsschwerpunkt in dyn · cm	Mittlere Streuung der Einzelwerte $\bar{\sigma}$ in dyn · cm	Mindestzahl der unabhängigen Daten pro Verteilung	$\frac{1}{2}$ Differenz der Verteilungs-Schwerpunkte und Mittelwertsfehler in dyn · cm	t-Test Wahrscheinlichkeit p
a		0	+30 -30	+0,125 -0,125	$\pm$0,500 $\pm$0,600	120	0,125$\pm$0,036	< 0,001
b	0,988	96	+30 -30	+0,025 -0,025	$\pm$0,475 $\pm$0,450	120	0,025$\pm$0,030	0,400
c	0,890	96	+30 -30	+0,050 -0,050	$\pm$0,500 $\pm$0,500	120	0,050$\pm$0,030	0,100
d	0,822	96	+30 -30	+0,112 -0,112	$\pm$0,550 $\pm$0,625	120	0,112$\pm$0,038	ϵ(0,01; 0,001)
e	0,698	96	+30 -30	+0,113 -0,113	$\pm$0,550 $\pm$0,475	120	0,113$\pm$0,033	< 0,001
f	0,296	96	+30 -30	+0,125 -0,125	$\pm$0,500 $\pm$0,450	120	0,125$\pm$0,031	< 0,001
g	0,154	96	+30 -30	+0,125 -0,125	$\pm$0,550 $\pm$0,550	120	0,125$\pm$0,035	< 0,001

TABELLE IV

KONTRAST m[%]				
0	22	30	55	86
	Koeffizient r_2 $\left[gr \cdot cm^2 \cdot sec^{-1}\right]$			
0	0,397	1,745	2,073	1,963
0	0,118	0,974	2,191	2,053
0	0,250	1,433	1,531	1,703
0	0,047	2,015	2,833	2,687
0	0,225	1,198	1,875	2,062
Mittelwerte $\overline{r_2}$				
0	0,207 $\pm$0,060	1,473 $\pm$0,190	2,101 $\pm$0,210	2,094 $\pm$0,160

Lebenslauf

Renata Virsik

Ich wurde am 22. Februar 1948 als erstes Kind der dipl. Journalistin Eva Virsik und des Anwalts Dr. Anton Virsik in Bratislava, Tschoslowakei geboren. Nach der Grundschule besuchte ich ein Gymnasium in Bratislava, mathematisch-physikalischer Richtung. Im Frühjahr 1966 legte ich an diesem Gymnasium die Reifeprüfung ab. Vom WS 1966/67 bis zum SS 1968 studierte ich Mathematik und Physik an der J.A. Komensky Universität in Bratislava. Vom WS 1968/69 bis zum SS 1970 studierte ich Physik und Biophysik. Vom WS 1970/71 bis zum SS 1971 fertigte ich eine Diplomarbeit über elektrische Eigenschaften des Knochengewebes an. Im Juni 1971 legte ich die Diplomprüfung in Physik ab. Am 15. Juli 1971 trat ich als Doktorandin bei Professor Reichardt in das Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik ein. Meine Dissertation ist aus dem Gebiet der Verhaltensphysiologie und befasst sich hauptsächlich mit der Untersuchung des Tracking-Verhaltens bei Musca.

Meine akademischen Lehrer waren die Professoren: Chorvat, Chrapan, Fischer, Jakes, Kotzig, Kovacova, Madar, Petras, Pisut, Szarka und Vanovic (Bratislava); Reichardt und Varjú (Tübingen).